Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben

zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms.

Mit 5 Textfiguren.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

philosophischen Fakultät

der

Königl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hans Gläser,

aus Zwickau in Sachsen.

SEKTION 2

am 7.2.1911.

München

1912.

Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben

zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms.

Mit 5 Textfiguren.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

philosophischen Fakultät

der

Königl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hans Gläser,

aus Zwickau in Sachsen.

ACAD. LUDOVIC. BAT. BIBL.

SEKTION

am 7.2.1911.

München

1912.

Sonderabdruck
aus
Archiv für Protistenkunde. Bd. XXV. Heft 1. 1912.
Herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. v. Prowazek.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Meinen lieben Eltern.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545821_0002

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 6
Spezieller Teil 8
1. Züchtung und Untersuchungstechnik 8
2. Biologie und Systematik 14
a) Bewegung 14
b) Abscheidung einer klebrigen Substanz an der Amöbenoberfläche 17
c) Zottenanhang 18
d) Schwebform 18
e) Abkugelung während der Teilung 23
f) Zeit und Zeitdauer der Teilung 24
g) Einfluß des künstlichen Lichtes auf die Kernteilung 25
h) „Parasiten“ 26
i) Systematik 28
3. Beschreibung der einzelnen Arten und ihre Kern- und Körperteilung. Literatur 32
a) Amoeba verrucosa Ehrbg. 32
b) Amoeba tachypodia n. sp. 42
c) Amoeba lamellipodia n. sp. 54
d) Amoeba platypodia n. sp. 69
Allgemeiner Teil 75
1. Die Typen der Kernteilung bei Amöben 75
2. Centriolen, Kerndualismus, Centrosomen 76
a) Centriolen 76
b) Kerndualismus 95
c) Centrosomen 100
3. Amitose, Promitose, Mitose 106
4. Die Abkugelung der Amöben und die Mechanik der Zellteilung . . 108
Literaturverzeichnis 123

Einleitung.

Im Februar dieses Jahres [1]) trat bei Versuchen, die ich anstellte, um *Amoeba proteus* auf Agar-Agar zu züchten, auf meinen Platten eine 20—30 μ große Amöbe auf, die sich stark vermehrte. Ich gab deshalb meinen ersten Plan einstweilen auf und wendete mich dem Studium der Kernteilung der kleinen Form zu. Im Laufe der Untersuchung stellte sich dann das Bedürfnis heraus, noch einige andere Amöben zum Vergleich heranzuziehen, da meine Resultate von denen, die Nägler (1909) erhielt, in wesentlichen Punkten abwichen.

Es gelang mir, von vier Amöben die Kernteilung von Anfang bis Ende zu verfolgen. Die vier Arten wiesen nicht allein in ihrer Größe beträchtliche Unterschiede auf, sondern auch ihre Kernteilung war so verschieden, wie man es nur wünschen konnte. Das stimmte mit den bisher bekannten Bildern von der Kernteilung der Amöben gut überein, die gleichfalls ziemlich große Differenzen zeigten.

Es war daher bis jetzt auch noch nicht gelungen, die einzelnen Modifikationen in irgendeinen Zusammenhang zu bringen oder gar auseinander abzuleiten. Das war mir infolge der günstigen Beschaffenheit meines Materials möglich. Außerdem konnte ich mir von der Entstehungsweise des Centrosoms eine Vorstellung bilden, die mich zwang, die Ansicht Bütschli's von der Kernnatur des Centrosoms mit der von R. Hertwig zu vereinigen, der in ihm abgespaltene achromatische Substanz erblickt.

Es haben sich damit die Erwartungen zum Teil erfüllt, die man auf das vertiefte Studium der Amöbencytologie gesetzt hat. Manches Neue wird bei weiterem Eindringen in das genannte Gebiet noch zutage kommen. Besonders von den geschlechtlichen Vorgängen bei Amöben haben wir noch Überraschungen zu erwarten.

[1]) 1910.

Beinahe abgeschlossene Untersuchungen über die Encystierung einer neuen Amöbe, speziell der Reduktionsvorgang, der außerordentlich an die Verhältnisse bei den Metazoen erinnert, machen mir das wahrscheinlich. Ich werde darüber demnächst an dieser Stelle berichten. Einstweilen sei nur angedeutet, daß der Kern ein Spirem- und Synapsisstadium durchläuft, und daß dann der Chromatinfaden in eine bestimmte Anzahl von Chromatinelementen zerlegt wird und zwar doppelt so viel, wie Chromosomen in die Äquatorialplatte der 1. Reifeteilung eintreten. Es findet also vor dieser eine paarweise Vereinigung von Chromosomen statt, die der Chromosomenconjugation in den Geschlechtszellen der Metazoen entspricht.

Bei den vier auf ihre Kernteilung untersuchten Arten konnte ich keine geschlechtliche Fortpflanzung beobachten. Daran ist offenbar nur die Kürze der Zeit schuld, während der ich die Kulturen ständig beobachten konnte (4 Monate). Geschlechtliche Perioden scheinen im allgemeinen bei Amöben erst nach einer sehr starken agamen Vermehrung einzutreten. Eine Ausnahme macht bisher nur *Amoeba diploidea*, die nach Nägler's Angaben bei einer Temperatur von 26° C alle 2—3 Wochen copuliert.

Wenn man die Amöbenliteratur durchsieht, so stößt man immer wieder auf den Satz, daß Teilungsstadien nicht beobachtet wurden, obwohl die Kulturen sich ständig vermehrten. Besonders verwunderlich ist es, daß wir von Formen, auf die alljährlich so viele Augen gerichtet sind, wie z. B. *Amoeba proteus*, nur sehr wenig über die Zweiteilung wissen, von den meisten gar nichts. Es scheint bisher noch niemand auf den Gedanken gekommen zu sein, den Moment der Teilung einfach abzuwarten und dann im gewünschten Stadium das Tier zu fixieren. Diese Methode habe ich mit Erfolg für die *Amoeba verrucosa* angewendet und die dabei erhaltenen Resultate sollten zur Wiederholung an anderen Amöben anregen. Die kleinen Arten lassen sich in Massenkulturen züchten, so daß hier der Untersuchung viel weniger Schwierigkeiten erwachsen.

Die ganze Reihe der Kernveränderungen kennen wir bisher nur von sehr wenig Amöben. Abgesehen von der *Amoeba polypodia*, an der zum ersten Male überhaupt F. E. Schulze (1875) Kern- und Körperteilung bei Amöben beobachten konnte, sind das: *Amoeba crystalligera* (Schaudinn 1894), *Amoeba limax* (Vahlkampf 1905), *Amoeba diplomitotica* (Aragão 1909) und die von Nägler (1909) untersuchten Amöben, mit Ausnahme von *Amoeba horticola* und *Amoeba albida*, wie ich später nachweisen werde (vgl. S. 79 f.).

Dazu kommen im folgenden noch vier Arten: *Amoeba tachypodia* n. sp., *Amoeba verrucosa* Ehrbg., *Amoeba platypodia* n. sp. und *Amoeba lamellipodia* n. sp.

Dagegen kennen wir nur unvollkommen die Teilung von: *Amoeba binucleata* (Schaudinn 1895), *Amoeba proteus* (Awerinzew 1904, 1906), *Entamoeba buccalis* (Prowazek 1904, Leyden u. Löwenthal 1905), *Entamoeba muris* (Wenyon 1907), *Mastigella vitrea* (Goldschmidt 1907) *Amoeba vespertilio* (Doflein 1907), *Entamoeba ranarum* (Dobell 1909) und *Entamoeba blattae* (Janicki 1909).

Man sieht, unsere Kenntnisse von der Kernteilung der Amöben sind recht dürftig und der Arbeit gibt es noch genug. Vor allem ist das genaue Studium der Kernteilung bei den Vertretern der Gattung *Entamoeba* dringend nötig, die einzige Art, von der wir hier eine größere Anzahl von Stadien kennen, ist *Entamoeba blattae*, dank den Untersuchungen von Janicki (1909).

Bevor ich zur Schilderung meiner eigenen Befunde übergehe, sei es mir gestattet, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Richard Hertwig meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die reichen theoretischen und praktischen Anregungen, die ich von ihm empfing. Wenn ich meine Studien hier in München beendigen konnte, so war mir das hauptsächlich durch seine gütige Verwendung möglich. Großen Einfluß auf meinen Bildungsgang hat neben ihm Herr Prof. Dr. Goldschmidt ausgeübt, dem ebenfalls der schuldige Dank abgestattet sei. Endlich bin ich Herrn Prof. Dr. Doflein verpflichtet, der mir zwei Arbeiten, die mir sonst nicht zugänglich gewesen wären, in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte und mir außerdem einige Präparate von Amöben zu Vergleichszwecken lieh.

Spezieller Teil.

1. Züchtung und Untersuchungstechnik.

Die von Nägler (1909) ausschließlich angewandte Züchtung auf festen Nährböden habe ich später nur noch zur Anlage von Reinkulturen und als Reserve benutzt. Die *Amoeba verrucosa* ging auf meinen Nährböden überhaupt nicht an, ebenso mißglückten alle Versuche *Amoeba proteus* auf Agarplatten zur Fortpflanzung zu bringen. Ähnliche Erfahrungen hat schon Nägler gemacht; er konnte Formen

über 100 μ Größe nur dadurch einige Zeit am Leben erhalten, daß er eine dünne Schicht Wasser auf die Agarplatten goß. Wenn dieses aber schon stark verdunstet war, starben die Tiere immer ab. Ich glaube, daß man selbst bei ständiger Erneuerung des Wassers kaum Erfolge mit großen Tieren haben wird, da für sie wahrscheinlich die Bakteriennahrung nicht ausreicht.

Durch Zufall kam ich dann auf eine viel lohnendere Züchtungsmethode für die kleineren Amöben.

Auf einer alten Agarplatte war ein schöner großer Flagellat aufgetreten. Herr Dr. Aragão wollte eine Kultur davon anlegen und brachte einige Agarstückchen in ein Uhrschälchen, in dem er vorher etwas Hühnereiweiß mit Wasser gemischt hatte. Als ich bemerkte, daß sich darin auch die Amöben anscheinend gut entwickelten, legte ich auf gleiche Weise eine Reinkultur von Amöben an und sah mich durch den Erfolg reich belohnt.

Derartige Einweißkulturen sind nicht neu. In der zusammenfassenden Darstellung von Behla (1898) finden sich darüber folgende Sätze: „Balsamo Crivelli und Maggi kultivierten auf einem Nährboden von Eiweiß mit oder ohne Zusatz von 1 $^0/_{000}$ bis 1 $^0/_{00}$ Carbolsäure eine Amöbe, welche sie als *Amoeba albuminis* bezeichneten. Diese Nährböden hat in neuerer Zeit Rina Monti wieder aufgenommen, indem sie sich einer Lösung von Eiweiß in destilliertem Wasser (2:1) oder von Eiweiß (2 T.) in durch 1 $^0/_{00}$ ige Carbolsäure angesäuertem Wasser (1 T.) bei 14° C bediente. Sie züchtete ebenfalls *Amoeba albuminis* und empfahl diesen Nährboden auch für andere Amöben, z. B. *Amoeba vulgaris*.“ Mit Ausnahme von Zaubitzer (1901) scheint niemand ähnliche Versuche wiederholt zu haben; doch gibt er an, daß er auf Eiweiß (also ohne Zusatz von Wasser!) keine Entwicklung seiner Amöbe beobachten konnte. Ich selbst konnte gelegentlich feststellen, daß *Amoeba lamellipodia* auch in reinem Eiweiß gedieh, allerdings war die Flüssigkeit durch Bakterienentwicklung schon stark getrübt.

Am vorteilhaftesten gibt man in ein Uhrschälchen mit Leitungswasser von 6 cm Durchmesser 2—3 Tropfen Eiweiß. Dann überträgt man mit der ausgeglühten Platinöse ein Stück Agar in die Mischung und erhält bei Zimmertemperatur gewöhnlich schon nach 3 Tagen eine starke Amöbenkultur. Zur Anlage von Reinkulturen eignet sich diese Methode nicht. Hierzu sind nur die festen Nährböden zu gebrauchen (Agar-Agar!). Dagegen ist es leicht, eine mit diesen erhaltene Reinkultur rein weiterzuführen. Die Uhrschälchen werden in der üblichen Weise mit Vaseline abgedichtet. Auf Kosten

des Eiweißes findet bald eine starke Entwicklung der eingeführten Bakterien statt, die den Amöben als Nahrung dienen.

Die Vorteile gegenüber der Züchtung auf Agar-Agar sind folgende:

1. Die Amöben befinden sich in einem Medium, das ihrem natürlichen Aufenthaltsort sehr nahe kommt. Sie können sich wie dort in einer Kahmhaut ansiedeln.

2. Die einzelnen Tiere behindern sich nicht, wie sie es auf Agarplatten tun. Infolgedessen findet man überall Teilungsstadien, während man auf den festen Nährböden nur in der Peripherie der wachsenden Kultur auf eine stärkere Vermehrung rechnen kann.

3. Die Deckgläschen sind viel dichter mit Amöben besetzt; erhält man auf Abklatschpräparaten von Agarplatten Hunderte von Tieren, so sind es hier Tausende. Ja oft enthält ein Deckgläschen sämtliche Stadien der Teilung (so stammen z. B. die Zeichnungen für die *Amoeba tachypodia* mit Ausnahme von Fig. 37 alle von einem Deckglas 18×18 mm!).

4. Bei dieser Methode bleiben auch die Cysten, die bei Agarkulturen stets Schwierigkeiten machen, sämtlich am Deckglas kleben.

In vielen Fällen ist übrigens ein Zusatz von Eiweiß zum Wasser gar nicht nötig. So genügt es für die *Amoeba platypodia* schon, ein Stück mit Amöben besetzten Agars in ein Uhrschälchen mit Leitungswasser zu bringen. Nach etwa 8 Tagen ist dann der ganze Boden und die obere Schicht des Wassers dicht mit Amöben besetzt. Es empfiehlt sich, die Agarstückchen nicht größer als $^1/_2$ qcm zu nehmen, da sonst die Bakterien zu stark wuchern.

Die Erneuerung der Kulturen nach einigen Tagen kann sehr einfach in der Weise geschehen, daß man das Wasser abgießt und durch neues Eiweiß-Wasser ersetzt. Man braucht damit nicht ängstlich zu sein; die am Boden hinkriechenden Amöben sitzen so fest, daß nicht eine verloren geht.

Besser jedoch ist es, jedesmal auch die Uhrschälchen zu wechseln und mit Material aus der Kahmhaut der alten Kulturen zu impfen. Man beugt durch diese vollkommene Erneuerung allen Einwirkungen von Toxinen und schädlichen Stoffwechselendprodukten am wirksamsten vor.

Um Präparate anzufertigen, legt man Deckgläschen auf die Oberfläche des Wassers. Entfernt man sie nach einiger Zeit wieder, so bleibt die ganze Kahmheit mit den darin befindlichen Amöben haften. Nimmt man die Deckgläschen erst nach 2—3 Stunden ab, so befinden sich die Tiere fast alle in ihren typischen Bewegungs-

stadien. Dasselbe kann man bei kürzerem Belassen der Deckgläschen dadurch erreichen, daß man sie noch für einige Zeit in eine feuchte Kammer bringt.

Als Fixierungflüssigkeit habe ich hauptsächlich Schaudinn's Sublimatalkohol verwandt, der auf etwa 50—55° erhitzt wurde (konz. wäss. Sublimatlösung: absol. Alkohol — 2:1 dazu 0,25 Proz. Eisessig). Flemming'sche Flüssigkeit und Pikrinessigsäure gaben die gleichen Resultate.

Bei der Fixierung fällt stets auch das im anhaftenden Wasser befindliche Eiweiß mit aus und überzieht in dünner Schicht die Deckgläschen. Das schadet aber bei der späteren Färbung gar nichts. Einmal löst sich ein großer Teil selbständig wieder ab und dann kann man durch vorsichtiges Abspülen mit Leitungswasser die ganze Schicht entfernen. Die Amoeben haften am Deckglas und bleiben daher sämtlich erhalten. Das Abspülen ist nicht unbedingt nötig, es wird ja doch beim Differenzieren stets zuerst die Eiweißschicht entfärbt, ehe das Extrahieren der Amöben beginnt.

Nach dem Auswaschen wurden die Präparate in verschiedener Weise gefärbt. Die schärfsten Bilder gab Heidenhain's Eisenhämatoxylin und zwar habe ich nach 1—2stündiger Beize gewöhnlich über Nacht gefärbt. Nägler (1909) gibt 48 Stunden als günstigste Zeit an. Ich habe das nicht finden können, vielmehr machte es mir den Eindruck, als ob nach so langer Färbung sehr oft das Hämatoxylin „sitzen" blieb. Bei der Feinheit der Strukturen ist eine sehr sorgfältige Kontrolle der Differenzierung, (am besten mit einer Wasserimmersion) unbedingt erforderlich.[1])

Als Kontrollfärbung kamen in Anwendung Boraxkarmin, Delafield's Hämatoxylin, Hämalaun, Bordeauxrot und nach Fixierung mit Flemming'scher Flüssigkeit, Safranin oder Magenta in Verbindung mit Pikroindigokarmin. Mit der Flemming'schen Dreifachfärbung konnte ich keine guten Resultate erhalten; ebenso zeigt Mallory's Färbungsmethode nichts Neues. Dagegen erhält man bisweilen sehr schöne Bilder mit der von Giemsa neuerdings angegebenen Romanowsky-Färbung für feucht fixierte Präparate (Giemsa 1909, 1910);

[1]) Sätze wie der folgende sollten sich in einer sorgfältigen Arbeit nicht finden. S. 20 schreibt Nägler: „In Fig. 48 haben wir ein Stadium vor uns, das wie Fig. 28 bei der *A. froschi* wahrscheinlich überfärbt ist ..." Wenn der Verf. über so reichhaltiges Material verfügte, wie er selbst sagt, warum hat er sich dann nicht die Mühe gemacht, ein besser differenziertes Stadium zu suchen? Und nun gar gleich auf zwei derartige Mängel hinzuweisen! Daneben machen auch die Zeichnungen Nägler's einen recht flüchtigen Eindruck.

doch erfordert die Methode ziemlich große Übung, und eine derartig schöne differente Färbung von Binnenkörper und Außenchromatin, wie sie Giemsa (1910) in seinen Abbildungen von *Limax*-Amöben gibt, ist mir nicht gelungen, da ich wegen Zeitmangels die Versuche abbrechen mußte. Die Färbung nach Rosenbusch (1909) gab die gleichen Resultate wie Delafield's Hämatoxylin; jedenfalls stand sie der Heidenhain'schen Methode bedeutend nach.

Plasmafärbungen mit Eosin, Lichtgrün, Orange-G. sind nach Tingierung mit Eisenhämatoxylin überflüssig, da das Plasma bei richtiger Differenzierung stets einen leicht graublauen Ton behält.

Die Züchtung der *Amoeba verrucosa* ist sehr einfach. Wenn für eine genügende Menge Pilzfäden oder Algen gesorgt ist, so braucht man nur alle 8—10 Tage einmal das Wasser in den Uhrschälchen zu wechseln. Reinkulturen sind hier nicht nötig und wohl auch schwer möglich. Mit den Algen kommen immer einige Rotatorien und Infusorien in die Kultur und außerdem siedeln sich nach und nach verschiedene Bakterien an. Einem Überhandnehmen der letzteren beugen die Rotatorien und Infusorien und nicht zuletzt die recht gefräßigen Amöben selbst vor.

Da bei der *Amoeba verrucosa* alle Versuche, mit Massenkonservierung die Teilungsstadien zu erhalten, mißglückten, so mußte ich hier eine besondere Methode anwenden.

Nachdem ich gefunden hatte, daß die Teilung stets in den Stunden zwischen 6 und 9 Uhr abends vor sich ging, beobachtete ich unterm Mikroskop den Eintritt des Vorgangs und fixierte die Tiere im gewünschten Stadium, was sich am lebenden Objekt leicht feststellen ließ. Ich legte hierzu am Vormittag 10 feuchte Kammern an, die in den kritischen Abendstunden von 5 zu 5 Minuten kontrolliert wurden. Das Verfahren vereinfacht sich bei der *Amoeba verrucosa* sehr, da man stets mehrere Exemplare mit den Algenfäden, auf denen sie sitzen und die ihnen als Nahrung dienen, in den feuchten Kammern halten kann. Zur Verwendung kamen die gebräuchlichen ausgehöhlten Objektträger; die Deckgläschen wurden mit Vaseline luftdicht abgeschlossen.

Die späteren Teilungsstadien sind auf diese Weise leicht zu erhalten, besonders wenn man einmal das charakteristische Aussehen der Amöben erkannt hat. Die Anfangsstadien dagegen bekommt man nur durch ständige angestrengte Beobachtung weniger Tiere in einer feuchten Kammer. Sie haben mich auch die meiste Zeit gekostet.

Nach einigen vergeblichen Versuchen, mit Sublimatalkohol zu fixieren, wobei die Amöben nie am Deckglas kleben wollten, kam ich zur Pikrinessigsäure zurück, die ausgezeichnete Resultate ergab. Wenn die Tiere ausnahmsweise nicht schon in der Pikrinessigsäure klebten, so gelang das doch stets nach ihrer Entfernung im 70 proz. Alkohol. Nur muß man die Fixierungsflüssigkeit vorher möglichst absaugen, so daß die Amöben eben noch von ihr bedeckt sind. Tropft man dann senkrecht von oben aus geringer Entfernung den Alkohol zu, so wird die Pikrinessigsäure durch den sich ausbreitenden Tropfen nach allen Seiten verdrängt, die Tiere kleben fest und die Präparate können wie Ausstriche weiter behandelt werden. Immerhin möchte ich bemerken, daß wegen der starken Pellicula die *Amoeba verrucosa* viel schlechter zum Ankleben zu bringen ist als beispielsweise *Amoeba proteus.*[1]) Da aber im vorliegenden Falle die Tiere stets in einem Algenfilz saßen, so wurden sie mit diesem zugleich angeklebt, und hierzu erwiesen sich die Algen ebenso geeignet wie nackte Protoplasten.

Der größte Teil der Präparate wurde mit Boraxkarmin gefärbt, das bei guter Differenzierung sehr scharfe Bilder gab. Daneben kamen noch Delafield's Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain in Anwendung. Auf Unterschiede, die sich hierbei ergaben, gehe ich bei Schilderung der Präparate ein.

Einige Teilungsstadien wurden auch auf 5 μ-Schnitten untersucht. Der flach ausgebreitete Algenfilz läßt sich mit Nadeln als Ganzes vom Deckglas loslösen und erleichtert beim Schneiden das Orientieren, da die Teilungsachse der Amöben stets parallel zur Unterlage liegt.

Ich glaube, daß es in der für die *Amoeba verrucosa* angegebenen Weise auch für die *Amoeba proteus* möglich sein wird, den ganzen Teilungsverlauf zu ermitteln, damit endlich einmal diese typische Amöbe uns etwas näher gerückt wird. Nur wird man hier einen günstigen Augenblick abwarten müssen, da es mir scheint, als ob bei ihr Perioden starker Vermehrung mit solchen von nur gelegentlichen Teilungen abwechselten. Wenigstens habe ich in wochenlanger Kultur keine merkliche Zunahme feststellen können. Doch kann es sich in diesem Falle auch um anormales Material gehandelt haben, da die Tiere aus Zuchtgläsern des Instituts stammten. Es ist sicher empfehlenswert, zur Untersuchung frisch gefangene Amöben zu verwenden.

---

[1]) Bei *Amoeba terricola* ist mir das Ankleben überhaupt nicht geglückt.

Endlich möchte ich noch bemerken, daß die Eiweiß-Wasser Kultur sich sehr gut für Flagellaten verwenden läßt, die man ja ebenfalls zunächst auf Agar rein züchten kann. Die Tiere setzen sich sehr zahlreich an den Deckgläschen fest, wie ich aus eigenen Versuchen weiß. Hier vor allem ist die ungehinderte Bewegungsfreiheit, die das Wasser ermöglicht, von Vorteil, indem sie den Tieren Gelegenheit zur Copulation gibt. Berliner (1909) gibt an, daß auf Agar-Agar „in den weitaus meisten Fällen eine Copulation unmöglich gemacht" sei. Auf die beschränkte Bewegungsmöglichkeit führt er es auch zurück, und wohl mit Recht, daß seine Kulturen nach 6 Monaten ausstarben.

Starke Vermehrung zeigten auch Colpidien, die man sehr leicht in Eiweiß-Wasser rein züchten kann.

Ich glaube, daß diese Methode demnach eine Zukunft hat. Für große Amöben eignet sie sich nicht, wie ich an *Amoeba verrucosa* feststellen konnte. Das scheint die auf S. 9 ausgesprochene Vermutung zu bestätigen, daß hier Bakteriennahrung nicht ausreicht. Ebenso versagte sie bei einer zweikernigen Amöbe mit starker Pellicula, die vielleicht mit *Amoeba diploidea* identisch war. Freilich war diese Form überhaupt nicht im Wasser zu züchten! Jedesmal, wenn ich ein Stück Agar mit Amöben in Leitungswasser oder auch in abgestandenes, sogenanntes weiches Wasser brachte, bedeckte sich zwar der Boden des Uhrschälchens in den nächsten Tagen mit zahlreichen Amöben, aber nach und nach wurden sie kleiner und starben; anscheinend handelte es sich um ein regelrechtes Verhungern.

2. Biologie und Systematik.

Unter dieser Überschrift möchte ich eine größere Anzahl von Beobachtungen und Ansichten zusammenfassen, die sich nicht gut an anderer Stelle unterbringen ließen, aber doch einer Besprechung wert sind. Die einzelnen Punkte machen zum Teil auf Vollständigkeit keinen Anspruch, da das Ziel meiner Arbeit ja in anderer Richtung lag. Sie sollen nur die Anregung zu Untersuchungen auf breiterer Grundlage geben.

a) Bewegung.

Man unterscheidet mit Rhumbler (1898) bei Amöben allgemein eine fließende und eine rollende Bewegung. Die zweite Art kommt nur Formen mit zähflüssigem Ectoplasma bzw. mit einer Pellicula zu.

Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß die fließende Bewegung nicht nur für alle Amöben zutrifft, sondern daß sie überhaupt die einzige Bewegungsform ist. Die sogenannte rollende Bewegung findet sich nur ganz vorübergehend und bezweckt keine Ortsveränderung.[1])

Ist z. B. eine *Amoeba verrucosa* von der Unterlage, auf der sie hinkroch, losgelöst worden, dann nimmt sie die Form an, die man in allen Lehrbüchern von ihr findet: sie kugelt sich ab und erhält infolge der Oberflächenverminderung ein schrumpliges Aussehen. In diesem Zustand kann man die „rollende Bewegung" beobachten. Sie stellt nichts anderes dar als das Bemühen des Tieres, einen Halt zu finden. Da gleichsam tastend Pseudopodien ausgestreckt werden, so kann dabei leicht der Schwerpunkt verlagert werden, und die Amöbe, die noch nicht genügend an der Unterlage haftet, fällt deshalb plötzlich um. Das kann sich mehrere Male wiederholen, stets aber erfolgte in den von mir beobachteten Fällen schließlich das Festheften an der Unterlage und dann floß das Tier entweder nach allen Seiten breit auseinander oder es nahm gleich eine bestimmte Bewegungsrichtung an und ergoß sein Plasma kaskadenartig in dieser. Der Vorgang läßt sich ganz gut mit dem Zerlaufen der Butter vergleichen. Ich habe das nicht nur bei der *Amoeba verrucosa*, sondern auch bei der *Amoeba terricola* beobachtet, bei der freilich alles viel träger erfolgt. Grosse-Allermann (1909) fand die rollende Bewegung ebenfalls gewöhnlich „nach heftigen Erschütterungen wie beispielsweise nach dem Auswaschen". Er meint, daß diese Bewegungsart „wegen der größeren Trägheit der zweiten (fließenden!) gegenüber eine Art Ausruhen bedeute". Eine derartige Annahme scheint mir wenig berechtigt zu sein; meiner

[1]) Auf die Untersuchungen von Jennings (1904) bin ich leider erst nach Abschluß meiner Arbeit aufmerksam geworden. Ich bedaure das außerordentlich, zumal ich in der *Amoeba verrucosa* ein so günstiges Objekt besessen habe, um die Versuche von Jennings zu wiederholen. Der Verfasser erwähnt die rollende Bewegung Rhumbler's nicht, sondern spricht nur von der fließenden. Ich vermute daher, daß auch er der „rollenden" Bewegung keine besondere Bedeutung beimißt. Sie würde zudem nur einen Spezialfall der fließenden Bewegung darstellen, wenn seine Auffassung darüber richtig ist. Die „fließende" Bewegung stellt sich nach seinen Untersuchungen als ein Rollen des auf der Unterlage flach ausgebreiteten Tieres dar, vergleichbar dem Rollen eines durchsichtigen Sackes, der nur zur Hälfte mit einer Granulationen enthaltenden Flüssigkeit gefüllt ist. Die beiden von Rhumbler unterschiedenen Bewegungsarten würden dann nur darin voneinander abweichen, daß bei der einen die Amöbe überhaupt nicht an der Unterlage befestigt ist („rollende" Bewegung), während bei der anderen das Vorderende an ihr haftet („fließende" Bewegung).

Meinung nach stellt die rollende Bewegung nur ein Tasten nach einer Unterlage vor.

Ich kann daher Rhumbler nicht recht geben, wenn er sagt, daß die fließende Form der *Amoeba verrucosa* „nur vereinzelt unter den gewöhnlichen warzigen Formen" anzutreffen sei. Das ist richtig, wenn man nach dem Aussehen einer ganzen Kultur urteilt, in der sich zahlreiche Algen befinden. Dann kriecht der größte Teil der Tiere an den Algen entlang, und diese sehen allerdings höckerig aus. Was man jedoch am Boden des Kulturgefäßes findet, das hat (mit Ausnahme von zufällig losgelösten Individuen) die fließende Form der *Amoeba striata*. Wenn Rhumbler nun in einer 6 Wochen vernachlässigten Kultur alle Tiere in der fließenden Form fand, so braucht man zur Erklärung dieser Tatsache keineswegs gleich chemische Einflüsse anzuführen. Rhumbler vermutet, „daß die durch Verdunstung des Wassers konzentrierten, im Wasser löslichen Substanzen diese allgemeine Überführung der Amöben in die fließende Form .... besorgt" haben. Ich glaube überhaupt, daß man viel zu schnell chemische und andere Einwirkungen in Fällen vermutet, wo man mit einfacheren Erklärungen auskäme (s. auch Schwebformen!). Ich möchte auch bei der oben besprochenen Erscheinung den Grund nicht im veränderten Chemismus suchen, sondern im Fehlen von Gegenständen, an denen die Amöben entlang kriechen konnten, so daß sie alle gezwungen waren, sich am Boden des Kulturgefäßes aufzuhalten. Ich habe die Beobachtung gemacht, daß sich die fließende Bewegung sowohl bei Tieren findet, die man soeben ihrem normalen Medium entnommen hat, als auch in sehr alten und vernachlässigten Kulturen.

Die typische Form einer in bestimmter Richtung fließenden *Amoeba verrucosa* gibt Fig. 1 wieder. Der hinten zugespitzte Körper fließt mit breitem Pseudopodium vorwärts. In ähnlicher Weise bewegten sich alle Amöben mit Pellicula, die ich beobachten konnte (*Amoeba terricola*, *A. vesiculata* und *A. platypodia*). Bei den *Limax*-Amöben (Fig. 4) ist die Basis des gleichschenkligen Dreiecks stark verkürzt, während sie bei *Amoeba lamellipodia* meist so groß ist, daß eine fächerartige Figur entsteht (Fig. 8). Ich führe diese Bewegungsformen deshalb an, weil man immer wieder der Behauptung begegnet, daß sie nur für die *Limax*-Amöben charakteristisch seien.[1]) Ich möchte jedoch hier schon auf die außerordentliche Beweglichkeit und die ausgesprochene Pseudopodienbildung gerade dieser Gruppe

[1]) Vgl. hierzu die Anmerkung auf S. 30.

hinweisen (Fig. 2 und Textfig. 3). Auch Vahlkampf (1905) beschreibt bei seiner nur 3—4 μ großen *Amoeba limax* „kurze, lappenartige Ausstülpungen zum Zwecke der Orientierung über die Umgebung".

b) Abscheidung einer klebrigen Substanz an der Amöbenoberfläche.

Schon Verworn (1889) sagt, daß die Pseudopodien der Rhizopoden eine schleimige Substanz abscheiden, mit der sie sich an ihrer Unterlage ankleben. Hofer (1890) schließt auf das Vorhandensein eines klebrigen Sekrets aus der Tatsache, daß Schlammpartikelchen und Pflanzenreste sich sehr häufig an die Oberfläche der Amöbe ankleben, und daß Mycetozoenplasmodien beim Wegkriechen einen deutlich sichtbaren schleimigen Stoff hinterlassen. Rhumbler hat in seiner schönen Arbeit (1898) die Anwesenheit einer klebrigen Substanz tatsächlich nachgewiesen, indem er sie nach Berührung des Körpers in Fäden auszog. Wenn nun deren Länge bei Difflugien viel größer war als bei Amöben, so ist das wohl darin begründet, daß die Pseudopodien der Testaceen eine doppelte Aufgabe haben: einmal dienen sie zur Befestigung an der Unterlage, dann aber noch zum Ergreifen der Beute. Die zweite Leistung fällt bei Amöben weg. Daher ist das Pseudopodium der Testaceen schon mit viel mehr Klebstoff überzogen, wenn es ausgestreckt wird, als bei den Amöben, wo erst bei Berührung der Unterlage die eigentliche Abscheidung eintritt. Daß aber auch hier schon vorher eine klebrige Substanz vorhanden war, beweisen eben die Fäden, die Rhumbler bei Berührung ausziehen konnte.

Den schönsten Eindruck, daß sich das Tier an seiner Unterlage festklebt, bekommt man bei der *Amoeba verrucosa*, wenn sie nach Loslösung vom Boden des Kulturgefäßes aus der für kurze Zeit angenommenen runzeligen Kugelform wieder in die fließende Bewegung übergeht. Sie zerfließt dann in der oben S. 15 angegebenen Weise und wird offenbar sehr fest an die Unterlage angepreßt. Ein Gewicht kommt hierbei nicht in Frage, das spezifische Gewicht des Protoplasmas beträgt nicht viel mehr als 1. Außerdem wäre dann ja auch ein längeres Verharren und Rollen in der Kugelform unmöglich; die Amöbe müßte sofort wieder zu einer Scheibe werden. Der Grund kann also nur in der Abscheidung einer klebrigen Substanz liegen. Am festesten klebt der Vorderrand des kriechenden Tieres, doch machte es bei einer kleinen Amöbe, deren geschlechtliche Fortpflanzung ich demnächst schildern werde, bisweilen den Eindruck, als ob das Hinterende beim Wechsel der Bewegungsrichtung die Fixierung

übernähme; wenigstens blieb die kontraktile Vacuole, trotz des neben ihr vorbeifließenden Entoplasmas, so lange fest liegen, bis sie mit dem letzten Rest mitgenommen wurde. In solchen Fällen bemerkte ich oft das Nachschleppen von Fremdkörpern am Hinterende, das auch Rhumbler beschreibt. Das Festkleben der Amöben erleichtert ihre Züchtung außerordentlich. Man kann das Wasser einfach abgießen oder mit einer Pipette absaugen, ohne daß man Gefahr läuft, die am Boden angeklebten Tiere zu verlieren.

c) Zottenanhang.

Typische Schopfbildung habe ich nur bei Amöben mit Pellicula feststellen können. Am schönsten zeigt ihn *Amoeba terricola*, bei der das Hinterende oft als traubenartige Anschwellung nachgeschleppt wird. Man kann beim Einsetzen lebhafter Bewegung oft beobachten, wie die Pellicula des Hinterendes sich auf einmal fältelt und wie dann das ganze Gebilde ruckweise dem Fortschreiten des Tieres folgt. Man hat in solchen Fällen deutlich den Eindruck, daß da der ungenügend gefüllte Zipfel eines Sackes nachgeschleppt wird. Das deckt sich mit der Anschauung Bütschli's und Rhumbler's (1898), die in dem Schopf ebenfalls eine Schrumpfungserscheinung der membranartigen Außenschicht erblicken, die infolge schnelleren Abflusses des inneren Plasmas auftritt. Auf das passive Nachgezogenwerden des Amöbenhinterendes hat schon Penard (1890) aufmerksam gemacht.

d) Schwebform.

Als „Schwebform" bezeichne ich die durch lange, mehr oder weniger spitze Pseudopodien ausgezeichnete Sternform, die nach meiner Meinung alle Amöben annehmen, wenn sie sich frei schwebend im Wasser befinden. In manchen Fällen ist die Ähnlichkeit mit einer *Amoeba radiosa* ganz auffällig.

Diese Erscheinung haben schon verschiedene Forscher beobachtet, aber noch hat meines Wissens keiner ihren Grund und ihr allgemeines Vorkommen erkannt.

Nur Jennings (1904) macht eine Ausnahme, und über die schwebende *Amoeba proteus* findet sich bei Hofer (1890) eine richtige Angabe. Jennings erwähnt die Schwebform nur einmal, er scheint ihr also keine größere Bedeutung beizumessen. Auf S. 181 sagt er: „An Amoeba floating in the water frequently takes a starlike form, with many long pseudopodia projecting in all directions."

Nimmt man mit der Platinöse aus der Kahmhaut oder aus einer

Agarkultur Amöben und schüttelt sie im Wasser aus, so bieten sich alle frei im Wasser schwebenden Tiere als zierliche Sternchen dar. Ganz auffällig war das verschiedene Verhalten einmal in einer Uhrgläschenkultur. Ich hatte eben mit der Platinöse ein Stück Kahmhaut abgenommen und sah darauf die Kultur noch einmal durch. Die Tiere in der Kahmhaut und die auf dem Boden des Schälchens zeigten keine Veränderung. Einige Amöben jedoch waren aus der Kahmhaut losgelöst worden und schwebten dicht unter ihr. Diese wenigen Exemplare hatten sämtlich die *Radiosa*(= Schweb)-Form.

Selbst die träge *Amoeba verrucosa* bequemt sich bisweilen, wenn sie ganz frei im Wasser hängt, einige lange, zugespitzte Pseudopodien auszusenden. Einen derartigen Fall hat Leidy (1879) beobachtet und in Fig. 11, Taf. III abgebildet. Seine Figurenerklärung stimmt mit meiner Ansicht überein, sie lautet: „... individual as observed swimming".

Vahlkampf (1905) hat Schwebformen bei *Amoeba limax* und bei *Pelomyxa* gesehen. Er schreibt darüber: „Ich habe oft Gelegenheit gehabt, bei *A. limax* eine eigentümliche Gestaltsveränderung zu beobachten .... Da ich sie jedoch auch bei *Pelomyxa* sah, ist hierin nicht eine spezielle Eigentümlichkeit der *A. limax* zu erblicken. Die Ursache, auf welcher diese der *A. radiosa* ähnelnde Körperform beruht, ist sicherlich auf einen chemischen Reiz zurückzuführen .... Eine Eigenbewegung scheint mir in diesem Zustand im Gegensatz zu Verworn nicht stattzufinden, diesergestalt veränderte Amöben werden vielmehr vollständig passiv in einer Art Körperstarre von der Flüssigkeit bewegt und sind nicht imstande, sich an der Unterlage zu befestigen."

Doflein (1907) erklärt die Erscheinung ebenfalls mit einem Chemismus. Er fand die Form häufig bei Tieren in „gutem Ernährungszustand in sauerstoffreichem Wasser". Er weist zunächst darauf hin, daß vielleicht die Amöben bei der dadurch erreichten maximalen Oberflächenentwicklung am vorteilhaftesten den Sauerstoff aufnehmen könnten, fährt aber dann fort: „Wahrscheinlicher als ein solcher telcologischer Zusammenhang scheint mir ein Einfluß der chemischen Zusammensetzung des Mediums auf die Oberflächenspannung." Und doch hat auch er die tatsächliche Ursache der Erscheinung kennen gelernt. Er schreibt nämlich, daß man die *Radiosa*-Form besonders dann antrifft, „wenn man das Wasser des Kulturgefäßes durch leises Schaukeln in Bewegung versetzt hat. Dann erscheint der ganze Boden der Kulturschale wie mit hunderten von kleinen Sternchen bedeckt". An anderer Stelle bemerkt er:

„Hervorzuheben ist, daß die Tiere in dieser Stellung sich nicht bewegen, sondern heliozoenartig im Wasser schweben.“ Hiermit bestätigt Doflein die Beobachtungen Vahlkampf's. Was hat nun dabei die gute Ernährung und das sauerstoffreiche Wasser zu tun? Stark gefütterte Amöben schränken häufig ihre Bewegung längere Zeit ganz oder fast ganz ein, um ihren Futtervorrat zu verdauen, und finden sich so am Boden des Kulturgefäßes, an dem sie nur lose angeheftet sind. Sie werden daher schon bei geringer Wasserbewegung abgelöst und schweben frei im Wasser, wobei sie zum großen Teil die charakteristische Sternform annehmen. Der Sauerstoff spielt dabei keine Rolle, man kann das Phänomen ebenso gut in sauerstoffarmem Wasser beobachten. Ja man sollte meinen, daß gerade bei geringem Sauerstoffvorrat die Tiere die größte Oberflächenentwicklung zeigen sollten, um ihren Bedarf noch zu decken. Das würde sich mit der Annahme Doflein's erst recht nicht in Einklang bringen lassen.

In Kulturen von *Amoeba proteus* findet man stets am Boden des Gefäßes Tiere, die die aufgenommene Nahrung verdauen. Sie folgen der geringsten Wasserbewegung und zeigen dann meist sehr lange Pseudopodien, die nach allen Richtungen hin ausstrahlen. Über derartige „Schwebformen“ bei *Amoeba proteus* schreibt Hofer (1890): „Bei dem zweiten, nur mittelbar oder indirekt eine Ortsveränderung erzeugenden Bewegungsmodus klebt sich die Amöbe nicht an den Boden fest, sondern schwimmt entweder frei im Wasser oder ruht, nur ganz leicht auf einige ihrer Pseudopodien gestützt, auf dem Boden und folgt passiv jeder, auch der geringsten Bewegung des Wassers. War vorher das Plasma wesentlich nur in einer Ebene ausgebreitet und nur zu ganz kurzen Lappen ausgezogen, so strahlen jetzt nach allen Richtungen des Raumes oft zahlreiche kurze, vom Körper scharf abgesetzte oder auch so lange Pseudopodien aus, daß man von einem eigentlichen „Leib“ gar nicht mehr sprechen kann: der ganze Körper ist dann in Pseudopodien ausgezogen .... der Körper vermag jetzt im Wasser schwebend vermittels dieser Oberflächenvergrößerung einen Ortswechsel passiv durch die Strömungen des Wassers zu vollziehen.“ Hofer deutet den Vorgang als „Bewegungsmodus“. Ich glaube, der Ausdruck „Schwebform“ kommt dem Wesen der Sache näher. Die durch Wasserströmungen von ihrer Unterlage losgelöste Amöbe reagiert auf das Fehlen jeglichen Berührungsreizes durch Aussenden langer Pseudopodien; sie behält aber — wenn sie nur weiter frei im Wasser schwebt — ihre charakteristische Form auch nach Aufhören der Wasserbewegung

bei. Man deutet daher die von Hofer mitgeteilten Beobachtungen am besten, wenn man sagt: „Alle im Wasser treibenden Amöben zeigen die Schwebform.“

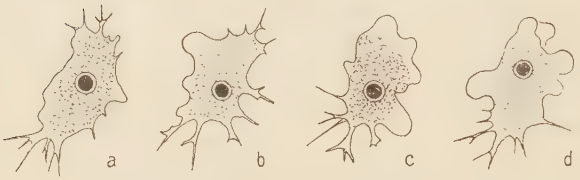
Es kann sich bei den „Schwebformen“ nicht um ein Tasten nach Gegenständen handeln, an denen sich die Amöbe anheften möchte. Denn die Pseudopodien sind stets ganz starr und unbeweglich, was auch Vahlkampf und Doflein betonen. Wir haben es hier tatsächlich mit einem Versuch des Tieres zu tun, sich schwimmend in einer bestimmten Höhe zu erhalten.

Die langen spitzen Pseudopodien der schwebenden Amöben stellen eine interessante Parallele dar zu den vielfach modifizierten stachelförmigen Schwebeeinrichtungen der Planktonbewohner.

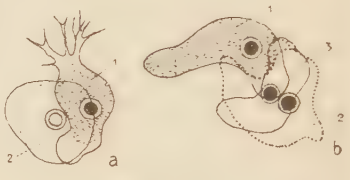
Wie kommt es nun, daß Vahlkampf und Doflein in so bestimmter Weise chemische Einflüsse als Grund für die von mir als „Schwebform“ bezeichnete Gestaltsveränderung angeben? Weil Verworn (1889) *Amoeba limax* durch Übertragen in verdünnte Kalilauge in die *Radiosa*-Form umwandelte, also durch chemische Reize künstlich die Schwebform erzeugte.

Ich habe die Versuche wiederholt. Ich ging dabei von der Vermutung aus, daß vielleicht die Kalilauge die Abscheidung der klebrigen Substanz (vgl. S. 17) unmöglich machte, indem sie diese entweder zerstörte oder neutralisierte. Traf das zu, dann konnten sich die Tiere nicht mehr festkleben und mußten jeder Wasserbewegung folgen; die *Radiosa*-Form war also eine Schwebform. Um das Schweben zu verhindern, nahm ich meine Versuche auf dem Objektträger und unter dem Deckglas vor. Ich benutzte dazu die sehr bewegliche *A. tachypodia*. Sobald nun die Einwirkung der Kalilauge sich geltend machte, konnte man eine merkwürdige Veränderung wahrnehmen. Die Pseudopodien, die vorher überall lappig waren, behielten diesen Charakter nur noch an einigen Stellen, meist an dem einen Pol des Tieres. Am entgegengesetzten Ende erschienen dünne, fadenförmige Fortsätze des Ectoplasmas, die wie die Rhizopodien der Foraminiferen sich verzweigten und plattenartige Protoplasmaansammlungen an den Verzweigungsstellen zeigten. Besser als Worte mag das Textfig. 1 erläutern. Wäre die Annahme von Verworn richtig, dann hätten alle Pseudopodien eine Metamorphose durchmachen müssen. Da aber auch nach mehr als einer Stunde neben den Rhizopodien noch Lobopodien vorhanden waren, so kann die Sternform der *A. limax* nicht durch die Einwirkung der Kalilauge entstanden sein. Dazu kommt noch folgendes. Die Tiere

in Textfig. 1 sind kurz hintereinander gezeichnet; sie blieben dabei am gleichen Platze liegen und trieben nur an verschiedenen Stellen Lobopodien vor, wie es aus der Zeichnung ersichtlich ist. Textfig. 2 a zeigt dasselbe Tier wie in Textfig. 1. Zwischen den beiden dargestellten Stadien 1 und 2 lag ein Zwischenraum von 45 Minuten: die Amöbe kugelte sich dann ab. Ich suchte jetzt nach einem Individuum, das noch Bewegung zeigte (also nach über 45 Minuten Aufenthalt in verdünnter Kalilauge). In Fig. 2 b, 1—3 bilde ich das lebhafteste; das ich finden konnte, ab. Es streckte ständig Pseudopodien aus, trotzdem kam es nicht von der Stelle (zwischen



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Zeiss homog. Imm. 1,4 mm, Comp. Oc. 6.

1—2 und 2—3 liegen je 10 Minuten Zwischenraum). Ein Versuch, zwei aufeinanderfolgende Bewegungsstadien einer normalen Amöbe zum Vergleich zu zeichnen, mißglückte, da das Tier nach Skizzierung des Umrisses mit dem Zeichenapparat schon wieder das Gesichtsfeld verlassen hatte.

Die Annahme, daß die Kalilauge die klebrige Substanz zerstört und daß Verworn's „*Radiosa*-Formen" Schwebformen waren, gewinnt nach diesen Feststellungen an Wahrscheinlichkeit. Die Rhizopodien stellen offenbar einen Versuch der Amöbe dar, sich doch noch einigermaßen zu befestigen. Dazu ist diese Form der Pseudopodien sicher die geeignetste, und wir finden sie daher besonders ausgebildet bei den Foraminiferen, die eine schwere Schale herumzuschleppen haben.

Mit meinen Beobachtungen an *A. tachypodia* stimmt ganz gut überein, was Doflein (1907) von der *A. vespertilio* nach Einwirkung verdünnter Kalilauge sagt: „Am Hinterende bilden sich dichte Büschel ganz feiner kurzer fingerförmiger Pseudopodien . . ." Es wird also auch hier der gleiche Versuch zu einer Befestigung gemacht, indem zahlreiche dünne Fortsätze ausgestreckt werden, die eine möglichst große Oberfläche entwickeln.

e) Abkugelung während der Teilung.

Auf einem bestimmten Teilungsstadium kugelt sich der Körper aller von mir untersuchten Amöben nach Einziehen der Pseudopodien ab. Die Kugel streckt sich zu einem Rotationsellipsoid, und erst dann schneidet die Teilungsfurche ringförmig ein. Ein Blick auf die beigegebenen Tafeln, besonders Fig. 12 u. 13, erklärt den Vorgang deutlicher als Worte.

Ich vermute, daß die Abkugelung nicht nur typisch, sondern notwendig für die Amöbenteilung ist.

Bei der *Amoeba lamellipodia* findet man die Kugelform schon in der Prophase; gewöhnlich jedoch scheint sie erst in der Anaphase einzutreten.

Es ist auffällig, daß Nägler davon nichts erwähnt. Es scheint ihm auch völlig entgangen zu sein, obwohl seine Fig. 68—71 und 112—116 deutlich darauf hinweisen. Und doch ist die Abkugelung das sicherste Kriterium für die Teilung. Ich möchte das hier besonders betonen, weil ich aus später zu erörternden Gründen der Meinung bin, daß ein großer Teil der „Teilungsstadien" Nägler's gar nichts mit einer Teilung zu tun hat.

Auf die Abkugelung haben nur Goldschmidt (1907) und Doflein (1907) hingewiesen; und letzterer gibt an, daß die sich teilenden Tiere auch durch die Form ihrer Pseudopodien vom normalen Aussehen abweichen. Ich glaube den Unterschied in einfacher Weise erklären zu können, und zwar durch die Abkugelung selbst. Der Übergang dazu erfolgt unter Einziehen der Pseudopodien. Eine glatte Oberfläche kann nur resultieren, wenn das Ectoplasma keinerlei hautartige Differenzierung aufweist, wie das bei *Amoeba lamellipodia* ist. Ist jedoch eine, wenn auch dünne, Pellicula vorhanden, dann legt sich diese infolge der starken Oberflächenverminderung, die eine Folge der Abkugelung ist, in Falten und bildet charakteristische höckerige Pseudopodien (Fig. 13).[1]) Als ich den Vorgang zum erstenmal bei der *Amoeba verrucosa* sah, fiel mir der Unterschied im Aussehen der zur Teilung abgekugelten Tiere von den auch sonst vor-

[1]) Wenn diese der abgekugelten *Mastigella vitrea* (Goldschmidt 1907) fehlen, so ist das ein deutlicher Beweis, daß die von Goldschmidt beschriebene „Pellicula" gar nicht vorhanden ist. Übrigens erwähnt Goldschmidt auch nichts von den für die Amöben mit Pellicula so charakteristischen Falten in der Oberfläche der kriechenden Tiere (vgl. meine Fig. 1). Das „morgensternartig mit Pseudopodien bedeckte" Hinterende ist ebenfalls nicht mit der Schopfbildung der Hautamöben zu identifizieren, sondern, wie es Goldschmidt auch tut, mit dem Spitzchenbesatz.

kommenden kugeligen Individuen sofort auf. Bei der Teilung liegt eben eine sehr regelmäßige Kugel vor, daher auch die ganz gleich aussehenden warzenförmigen Pseudopodien, während bei gewöhnlich abgekugelten Amöben immer Unregelmäßigkeiten vorhanden sind. Für das Studium der Kernteilung kommen in erster Linie die abgekugelten Amöben in Betracht. Aus der Spindelfigur, wie sie sich in ihnen darbietet, lassen sich meist schon Schlüsse auf die Anfangsstadien ziehen. Dagegen befinden sich die Kerne schon in der Telophase der Teilung in allen Amöben, bei denen die Tochtertiere nur durch einen schmalen Verbindungsfaden aneinanderhängen (vgl. Fig. 13, 45, 72). Da man bisher, besonders in Erinnerung an die Bilder F. E. Schulze's von *Amoeba polypodia* (1875) nur nach derartigen Individuen in Amöbenkulturen suchte, so ist es nicht verwunderlich, wenn wir noch immer so wenig Kernteilungen in dieser Gruppe der Rhizopoden kennen.

Auch Doflein (1907) führt unsere geringen Kenntnisse der Amöbenteilung auf zu späten Beginn der Beobachtung zurück. Nur gibt er als Charakteristikum der in Teilung befindlichen Tiere das veränderte Aussehen der Pseudopodien an, das nach meinen Beobachtungen nur eine Sekundärerscheinung darstellt, bedingt durch die überall sich findende Abkugelung.

f) Zeit und Zeitdauer der Teilung.

Die kleinen Amöben teilen sich zu jeder Tages- und Nachtzeit, so daß man hier an keine bestimmten Stunden zur Anfertigung von Präparaten gebunden ist. Die größeren Formen scheinen die Abendstunden oder die Nacht zu bevorzugen. *Amoeba verrucosa* teilt sich stets zwischen 5 und 9 Uhr abends; am günstigsten ist die Zeit zwischen 7 und 9 Uhr. Für die Mastigamöben gibt Goldschmidt (1907) die Nacht an.

Unter normalen Umständen scheint die Teilung nicht mehr als 10—15 Minuten in Anspruch zu nehmen. Genaue Beobachtungen liegen mir vor von der *Amoeba lamellipodia*, die sich innerhalb 10 Minuten teilt. Aus einem Vergleich der Fig. 11 mit den fixierten Präparaten (Fig. 53—72) geht der schnelle Ablauf der Kernteilung klar hervor. Zwischen der Abkugelung der *Amoeba platypodia* und der vollständigen Trennung der Tochtertiere vergehen etwa 2 Minuten. *Amoeba verrucosa* teilt sich in etwa 15 Minuten, *Amoeba proteus* nach Awerinzew (1906) in 20—30 Minuten. Der gesamte Teilungsvorgang bei *Amoeba polypodia* läuft in 10 Minuten ab, davon entfallen nur $1^1/_2$ Minuten auf die Kernteilung! Schaudinn gibt für *Amoeba*

crystalligera 2 Minuten an; die auffällig lange Dauer von 1 Stunde zwischen Zerfall des Binnenkörpers und der Anaphase bei *Amoeba binucleata* glaubt er selbst als anormal betrachten zu müssen, verzögert durch den Druck des Deckglases. Dieser Meinung schließe ich mich an. Auch bei *Amoeba vespertilio* wird die kürzeste Zeitangabe Doflein's von 15 Minuten der tatsächlichen Dauer am nächsten kommen. Von der *Mastigella vitrea* sagt Goldschmidt: „Hier bei meinen Mastigamöben gehen die letzten Teilungsstadien sicher, wie ich beobachten konnte, sehr langsam vor sich, die ersten müssen dagegen außerordentlich geschwind ablaufen." Es liegt hier offenbar dieselbe Schädigung der Tiere durch Deckglasdruck und Sauerstoffmangel vor wie oben bei der *Amoeba binucleata*. Vielleicht könnte man auch daran denken, daß die Tiere sich schon in Depression befanden (tatsächlich trat ja bald die geschlechtliche Fortpflanzung ein). Mit dieser Annahme könnte man dann auch die auffällige Erscheinung erklären, daß bei der Plasmateilung zweikerniger Individuen „merkwürdig oft" ein Tier keinen Kern mitbekam.

Jedenfalls lassen sich jetzt die Gründe für unsere geringen Kenntnisse der Amöbenteilung zusammenfassen; es sind: die sehr schnell und bei größeren Formen zu bestimmten Stunden verlaufende Teilung und das Verkennen der charakteristischen Teilungsfigur.

g) Einfluß des künstlichen Lichtes auf die Kernteilung.

Hierüber schreibt Nägler: „Das künstliche Licht durch Gasbeleuchtung scheint auf den Ablauf der Kernteilung sehr verlangsamend zu wirken, denn ich habe oft Stadien mit dem Beginn der Kernteilung beobachtet, deren weitere Teilung aber nur bei starker Abblendung oder beim Beobachten mit Tageslicht zu verfolgen war. Eine plötzliche Einstellung des künstlichen Lichtes wirkte dermaßen hemmend ein, daß oft die Kernteilung unterbrochen wurde und, falls sie noch nicht zu weit fortgeschritten war, der Kern wieder seine ursprüngliche Gestalt annahm." Das letzte schien mir schon ziemlich unwahrscheinlich, bevor ich selbst Erfahrungen in dieser Hinsicht besaß. Ich kann feststellen, daß eine Einwirkung in der von Nägler angegebenen Weise nicht existiert. Nicht nur habe ich häufig Kern- und Zellteilung bei Amöben beobachten können, die schon lange Zeit dem Gaslicht ausgesetzt waren, sondern ich habe auch bei plötzlicher Einstellung des künstlichen Lichtes keine Veränderung feststellen können. Ja bei Anfertigung der Präparate für die Teilung der *Amoeba verrucosa* war ich allein auf künstliches Licht angewiesen und mußte etwa alle 5 Minuten die Tiere aus dem Dunkel in den

Strahlenkegel des Kondensors bringen. Daß ich trotzdem die ganze Teilung nach fixierten Präparaten abbilden kann, spricht allein schon gegen Nägler.

Wenn nun gar „die Kernteilung unterbrochen wurde ... und der Kern wieder seine ursprüngliche Gestalt annahm", so ist das für mich von neuem ein Beleg dafür, daß Nägler oft gar keine Kernteilung vor sich hatte.

h) „Parasiten."

Sowohl 1909 als auch in einer Mitteilung von 1910 beschreibt Nägler das Vorkommen von „Parasiten" in freien wie encystierten Amöben. Ich kann bei einem Vergleich mit Befunden, die ich selbst machte und die mir ganz ähnlich erscheinen, mich nur auf die Abbildungen Nägler's beziehen, die nicht nur in diesem Punkte zu wünschen übrig lassen. Man wird mir daher wohl bald den Einwand machen, daß hier nur morphologisch gleiche Bilder von ganz verschiedenen physiologischen Vorgängen vorliegen. Ich wage den Versuch trotzdem.

Zunächst die „fakultativ parasitischen Micrococcen". Nägler beschreibt sie bei einer Amöbe, die ich für identisch oder verwandt mit meiner *Amoeba lamellipodia* halte (es weisen darauf neben der Größe die starke Ausbildung des „Außenchromatins" (Fig. 13) und die eigenartige Gestaltung des Binnenkörpers in Fig. 6 hin). Es ist nun schon auffällig, daß die Amöbe immer infiziert war. Vergleicht man zudem meine Fig. 52 u. 63 mit den Nägler'schen Abbildungen, so ist die Ähnlichkeit der in Frage stehenden Gebilde sicher sehr groß. Die *Amoeba lamellipodia* war nicht immer mit den stark färbbaren Körperchen behaftet, die auf Agar gezüchteten Tiere aber stets. Nägler hat auch auf Agar kultiviert. Daß sich die Körperchen, die ich für Nahrungskörper halte, so stark färben, braucht uns nicht zu verwundern. Nach Keysselitz (1908a) besitzen die von *Oxyrrhis marina* aufgenommenen und in einer Vacuole aufgerollten Algenfäden eine große Affinität zu Eisenhämatoxylin, während die noch freien Enden sich so gut wie nicht färben.

Besonderen Wert jedoch möchte ich auf die Färbbarkeit der „Micrococcen" mit Neutralrot legen, die Nägler feststellt. Bei der *Amoeba lamellipodia* färben sich die Körnchen ebenfalls, die Bakterien außerhalb der Amöben färben sich nicht. Neutralrot färbt bekanntlich außer Granulationen die der Verdauung unterliegenden Nahrungskörper.

Die Übertragung auf andere Amöben in der Weise, wie sie

Nägler bewerkstelligte, beweist nichts, solange es ihm nicht gelingt, die Micrococcen in Reinkultur zu züchten und dann Amöben mit ihnen zu infizieren mit dem Resultat, daß gut sich entwickelnde Kulturen kurze Zeit nach der Infektion aussterben.

Ich vermute, daß es sich auch bei Nägler wie bei mir um der Verdauung lange widerstehende Bakterien handelte; vielleicht sind es auch Bakterien, die sonst unverdaut von den Amöben wieder abgegeben werden, die aber infolge ihres starken Wachstums auf den Agarplatten die natürliche Bakteriennahrung der Tiere verdrängen. Dann wäre das Aussterben der Kulturen einfach ein Verhungern. Die in den Fig. 6 u. 22—24 bei Nägler abgebildeten „Kernabnormitäten und Degenerationen" lassen sich meinen Bildern von der Rekonstruktion der Tochterkerne (Fig. 74—77) sehr gut an die Seite stellen. Meines Wissens ist übrigens ein so großes Wachstum, wie es zwischen den Inhaltskörpern von Fig. 2 u. 9 bei Nägler liegt, für Coccen nicht bekannt. Diese großen Kugeln fanden sich nun bei „Amöben, die der Encystierung zuneigen". Damit komme ich zu den Parasiten in den Cysten.

Ich gebe von den Cysten der *Amoeba tachypodia* vier Bilder (Fig. 48—51), die meiner Meinung nach einiges Licht über die Entstehung der „Parasiten" verbreiten. Man findet in eben encystierten Tieren sehr kleine, stark färbbare Körnchen (Fig. 48), die offenbar unter Flüssigkeitsaufnahme bedeutend anschwellen und schließlich zu Kugeln heranwachsen, die oft den Kern an Größe übertreffen (Fig. 49—51). Im Leben sind sie stark lichtbrechend (Fig. 5 u. 6) und geben damit wohl ein gleiches Bild wie die „hellglänzenden Körner, die so groß wie der Kern werden können" (Nägler). Was diese Gebilde bedeuten, läßt sich schwer sagen. Ich habe zunächst an Stoffwechselprodukte gedacht, die infolge der Herabsetzung der Lebensprozesse in der Cyste ihre regressive Metamorphose nicht zu Ende geführt hätten. Ich neige jetzt mehr der Ansicht zu, daß die abgeschiedenen Substanzen mit der Bildung der Cystenmembran in Zusammenhang stehen. Dafür scheint mir ihr Auftreten kurz vor der Encystierung zu sprechen, das auch Vahlkampf (1905) für *Amoeba limax* beschreibt; ferner läßt sich feststellen, daß die Kugeln, nachdem sie ihre maximale Ausbildung erreicht haben, allmählich zerfallen und in alten Cysten nie mehr nachzuweisen sind. Diese zeigen im lebenden Zustand ein Bild wie Fig. 7. Der Färbung mit Eisenhämatoxylin setzen die alten Cysten einen viel größeren Widerstand entgegen als die jüngeren. Ich kann mir das bloß durch die

Annahme erklären, daß in der Membran Stoffe inzwischen eingelagert worden sind, die den Kugeln entstammen.

Auch in den Cysten der Amöbe, die ich schon in der Einleitung wegen ihrer geschlechtlichen Vorgänge erwähnte, konnte ich das allmähliche Entstehen und Anwachsen ähnlicher stark färbbarer Gebilde beobachten, sie verschwinden dann ebenfalls und von diesem Zeitpunkte ab lassen sich die Cysten sehr schlecht färben.

Ich bin der festen Überzeugung, daß die in den Fig. 39 u. 85 bei Nägler als „Parasiten" bezeichneten stark färbbaren Gebilde die gleiche Bedeutung haben wie die von mir beobachteten. Auch die Cysten der *Amoeba albida* waren nach Nägler „infiziert" mit Zellparasiten, die oft die ganze Cyste füllten — und doch machte die Amöbe ungestört ihre geschlechtliche Entwicklung durch und ließ sich beim Überimpfen auf neue Agarplatten fortpflanzen! Hier ist die Analogie mit dem von mir zuletzt erwähnten Fall noch größer.

Die „Parasiten" der Fig. 83 u. 84 bei Nägler sind offenbar Nahrungskörper, Fig. 84 ist vermutlich sehr wenig differenziert. Man kann jedenfalls die Reihe von „feinen Pünktchen, die immer zahlreicher wurden und schließlich zu kleinen rundlichen Lebewesen mit deutlich erkennbarem Kern heranwuchsen", auch umgekehrt von oben nach unten aufstellen und mit den „Lebewesen" (wahrscheinlich kleinen Flagellaten) als Nahrungskörper beginnen, um mit den „feinen Pünktchen" als unverdauten Rückständen aufzuhören. Nägler seriiert nur nach fixierten Präparaten. Die kleinen Flagellaten außerhalb der Amöben, die er als ausgeschlüpfte Parasiten betrachtet, dürften wohl eine Verunreinigung der Kultur gewesen sein. Nägler sagt ja selbst, daß die Kulturen der *Amoeba albida* „noch mit anderen Protozoen verunreinigt waren".

i) Systematik.

Die Bemerkung Schaudinn's in seiner schönen Arbeit von 1903 b), daß die *Amoebaea* „ein durchaus künstlicher Notbehelf, ein Sammeltopf der heterogensten Elemente" seien, ist sicher berechtigt. Andererseits dürfen wir heute doch schon mit Sicherheit eine größere Zahl von amöboiden Organismen als echte Amöben bezeichnen, während Schaudinn als einzig sichere Form zunächst nur *Amoeba proteus* anerkennen mochte.

Trotzdem halte ich eine auf rein äußerlichen Merkmalen beruhende Charakteristik der Amöben für verfehlt. Ich denke hier vor allem an Penard, der meines Wissens nicht ein einziges Mal

die Entwicklungsgeschichte in seinen Veröffentlichungen berücksichtigt hat. Ja einige von ihm neu aufgestellte Arten verdanken ihre Existenz nur einem oder wenigen Exemplaren! Was das bei Amöben bedeutet, das weiß nur der, der aus eigener Anschauung die unglaubliche Veränderlichkeit der Gestalt und die Größenunterschiede bei diesen Organismen kennen gelernt hat. Ganz unzureichend für eine sichere Diagnose sind die Bilder, die Penard in seinem großen Werke über die Rhizopoden des Genfer Sees (1902) von den Kernen der einzelnen Formen gibt, ich habe das selbst an verschiedenen großen Amöbenarten feststellen können.[1])

„Die Kenntnis der Entwicklung ist das erste Postulat der Protozoenforschung“ (Schaudinn 1903). Insbesondere für die Entscheidung der Frage, ob ein amöboider Organismus als echte Amöbe anzuerkennen ist oder nicht, gibt uns nur die Kenntnis der Entwicklung sichere Anhaltspunkte. Wir werden es mit einer echten Amöbe zu tun haben, wenn sie sich in länger dauernder Zucht unverändert fortpflanzen läßt. Und das ist heute schon für eine größere Anzahl von Organismen bekannt. Damit ist zugleich die Berechtigung zur Erhaltung der Ordnung Amöbina (Ehrenberg) gegeben. Handelt es sich dagegen bei einer amöboiden Form nur um eine Etappe in der Entwicklungsgeschichte eines anderen Protozoons, dann muß früher oder später die Umwandlung eintreten. Denn sowohl Agameten als auch Gameten pflanzen sich im allgemeinen nicht oder nur kurze Zeit in der ihnen eigenen Form fort.[2])

Das sicherste Kennzeichen für eine Amöbensystematik ist die Kernteilung. Die sehr charakteristische geschlechtliche Fortpflanzung kommt zu selten zur Beobachtung und

---

[1]) Ich will durch diese Bemerkungen die großen Verdienste Penard's in keiner Weise schmälern. Ich weiß aus eigener Erfahrung, daß man bei längerer Beschäftigung mit Amöben sich den nötigen Blick für das Charakteristische der einzelnen Formen bald aneignet. Aber dazu gehört Zeit und viel Material zu Vergleichszwecken; und beides hat nicht jeder. Es handelt sich darum, Kennzeichen zu geben, die es auch dem Fernerstehenden ermöglichen, eine Form annähernd richtig zu bestimmen.

[2]) Wenn nun Jollos (1910) für die kleinen, als „Schwärmer“ von *Gymnodinium* bezeichneten Flagellaten eine Schwärmperiode von 3 Wochen feststellen konnte, so ist das etwas befremdlich, auch wenn man annimmt, daß es sich um eine metagame Generation handelt. Er gibt leider nicht an, ob sich nun alle „Schwärmer“ in Gymnodinien umwandelten oder ob beide Formen nebeneinander fortbestanden. Er sagt nur, daß sie nach 4—5 Wochen in großer Zahl vorhanden waren. Cytologisch konnte er die Umwandlung der Gymnodinien in die Schwärmer

scheidet deshalb im allgemeinen bei der Aufstellung einer Diagnose aus. Daneben müssen wir uns heute freilich noch bei einer ziemlich großen Zahl mit äußerlichen Merkmalen begnügen. Für die größeren Formen und vor allem für die Amöben mit Pellicula reicht eine gute Beschreibung, die aber genaue Bilder vom ruhenden Kern geben muß, im allgemeinen aus.

Wie steht es nun mit folgender Angabe Doflein's (1907) über *Amoeba vespertilio*? Er sagt: „Es hat also diese Amöbe viel weniger eine typische Form als z. B. *Amoeba proteus*, welche wohl unter den einkernigen Amöben die bestdefinierte Art ist. Ja, wir sehen bei längerer Kultur sie Formen annehmen, welche sie zahlreichen der früher von verschiedenen Autoren beschriebenen Amöben sehr ähnlich erscheinen läßt" (nämlich *Amoeba verrucosa*, *radiosa*, *polypodia*, *limax* und *guttula*). Die *Radiosa*-Form habe ich oben als „Schwebform" gedeutet, „die *Verrucosa*-Form der Fig. E" bei Doflein (die übrigens nicht der typischen *Amoeba verrucosa* entspricht!) findet man auch bei der von mir untersuchten *Amoeba lamellipodia*, die der *Amoeba vespertilio* sehr ähnlich zu sein scheint. Es handelt sich dabei stets um Tiere, die sich an der Unterlage befestigen (näheres s. S. 55 und Textfig. 4 a). Zustände, die an *Amoeba limax* gemahnen, findet man nach meinen Beobachtungen bei jeder längere Zeit in bestimmter Richtung fließenden Amöbe, ausgenommen ist vielleicht *Amoeba proteus* u. ä.[1]) Aus der *Limax*-Form kann leicht bei Abrundung des Hinterendes etwas Ähnliches wie die *Amoeba guttula* entstehen. Jedenfalls geht doch aus der ganzen Darstellung Doflein's hervor, daß derartige Zustände nur vorübergehend auftreten.

nicht verfolgen. Ich denke aber, daß er es versucht hat, als die ersten kleinen Flagellaten auftraten. Es findet sich auch an dieser Stelle keine Angabe darüber, ob alle Gymnodinien in jenen Kulturen in die Schwärmerform übergingen. Es sind also noch einige empfindliche Lücken vorhanden. Ich persönlich neige mehr der Annahme zu, daß die typischen Gymnodinien nach den 3 Wochen in encystiertem Zustande in die Kulturen eingeschleppt wurden und dann die Flagellaten allmählich verdrängten. Daß sie anfangs etwas kleiner waren als die gewöhnlichen Formen, widerspricht dieser Annahme nicht; denn aus Cysten geschlüpfte Tiere sind zunächst stets kleiner als normale.

[1]) Man vergleiche hierzu Rhumbler (1905): „Die Eigenschaft, während der Lokomotion in bestimmter Richtung langgestreckte, blatt-, tränen- oder wurmförmige Gestalt annehmen zu können, ist unter den verschiedenartigsten Amöben weit — ich möchte sogar glauben „allgemein" — verbreitet. Ich werde in Zukunft die betreffenden zeitweisen Gestaltungszustände als „Wanderformen" oder Wanderzustände der Amöben bezeichnen, denn sie dienen offenbar dazu, die Amöbe so rasch als möglich vom Orte kommen zu lassen. Es unterbleibt jede Pseudopodienbildung nach wechselnden Seiten, die nur Zeitverlust brächte, die ganze

Es heißt daher die Sachlage vollkommen verkennen, wenn Schepotieff (1910) auf Grund der Angaben Doflein's folgert: „Wir werden demnach so bekannte und so lange Zeit als selbständige und typische Amöbenarten aufgefaßte Formen wie *A. limax*, *A. polypodia* und *A. radiosa* nur als Umwandlungsstadien anderer Arten bezeichnen dürfen." Mir scheint, Schepotieff kennt nicht eine davon aus eigener Anschauung. Es hat wohl keinen Zweck, den Vorschlag zu diskutieren, alle Amöben (auch die Gattung *Entamoeba*!) vorläufig nur in eine größere, mehr oder weniger heterogene Gruppe, zu einer Ordnung, den „Amoebozoa", zu vereinigen. Nur auf einiges möchte ich noch hinweisen:

Für den Entwicklungsgang der „Amöbozoen" soll charakteristisch sein „der Generationswechsel mit der Schwärmergeneration (flagelloide Stadien)." Das ist ausgerechnet für einen Fall beschrieben, von Schaudinn (1896) bei der *Paramoeba eilhardi* und zudem bis heute nicht bestätigt. Was Schepotieff als „Entwicklungsgang" aneinanderreiht, kann auf keinen Fall für seine Behauptung angeführt werden. Es fehlt überall die Hauptsache: der Zusammenhang. Warum bildet Sch. die neuentstandenen Sekundärkerne nicht in der gleichen starken Vergrößerung ab wie die Stücke des Chromidiums in Fig. 23 u. 24? Die „Kerne" der Fig. 21 wirken jedenfalls nicht überzeugend. Aber vor allem: es fehlt die Umwandlung der „Anlagen der Schwärmsporen" (Fig. 25 u. 26) in die eingeißeligen Gameten; es fehlt die gerade hier sehr notwendige Beobachtung am lebenden Objekt. Ebensogut könnte man bei Betrachtung der Fig. 25 u. 26 auf den Gedanken kommen, daß wie bei *Amoeba proteus* (Scheel 1899) eine agame Vermehrungscyste vorliegt, aus der nicht Flagellaten, sondern Amöben kröchen. Weiterhin fehlt ein Beweis für die Copulation der „Gameten". Sch. sagt: „Die Copulation der Schwärmer wurde von mir nicht unmittelbar(!) beobachtet. Es wurden aber am Boden des Uhrglases, wo alle Isogameten aufbewahrt wurden und wo die Zygoten auftraten, manchmal besondere Körperchen beobachtet, die zwei dicht nebeneinanderliegende Kerne besaßen und keine Geißeln hatten". Diese Zygoten sollen sich darauf encystieren und aus den Cysten sollen einkernige Amöben kriechen, die Sch. als *Amoeba flava* identifizierte. Um seinen Argumenten etwas größere Beweiskraft zu geben, hat Sch. hier durch die angewandte Vergrößerung den Augen des Lesers den Übergang

Amöbe fließt wie ein einziges Pseudopodium in bestimmter Richtung." Es ist möglich, daß Rhumbler auch bei *Amoeba proteus* Wanderzustände beobachtet hat. Seine Angaben darüber macht er allerdings „mit aller Reserve".

von einem Stadium zum folgenden etwas erleichtert: er hat nämlich die nichtencystierte „Zygote“ bei 968facher, die encystierte jedoch bei 365 bzw. 400facher Vergrößerung gezeichnet. — Wie sich die einkernigen Amöben in die vielkernigen umwandeln, bleibt dem Leser vorbehalten sich auszudenken.

Ich muß daher den „Entwicklungsgang“ der *Amoeba flava* als höchst unwahrscheinlich bezeichnen und kann im besten Falle als Ergebnis der Arbeit die Feststellung betrachten, daß eine vielkernige Amöbe nach Auflösung ihrer Kerne zu einem Chromidium daraus Sekundärkerne gebildet hat. Doch läßt, wie gesagt, auch das zu wünschen übrig.

Schepotieff hat sich die Sache sehr leicht gemacht, das geht auch aus folgenden Feststellungen hervor:

1. S. 501 schreibt er: „Die Umwandlung von *A. proteus* in die *Radiosa*-Form hat auch Calkins (1905) beobachtet“. Das steht zwar in der Zusammenfassung „aller bisher gemachter Beobachtungen“. aber gerade diese Beobachtung stammt nicht von Calkins, sondern von Carter (1856)!

2. S. 496 behauptet Sch., daß Vahlkampf den Zerfall vielkerniger encystierter Amöben in zahlreiche einkernige Teilungsstücke beobachtet habe, die sich unmittelbar in einkernige Amöben umgewandelt hätten. — Ich habe in der citierten Arbeit nichts finden können, was darauf hinwiese, vielmehr sagt Vahlkampf S. 182 ausdrücklich: „Ich will nur nochmals hervorheben, daß ich eine multiple Teilung innerhalb der Cyste bei *Amoeba limax* nicht beobachtet habe. Nur ein einziges Mal habe ich eine Cyste mit zwei Kernen gefunden.“ Ob hier Sch. nur die Besprechung der Resultate von Zaubitzer gelesen hat oder wie er sonst zu seiner Behauptung gekommen ist, lasse ich dahingestellt.

Aus den soeben beendeten Erörterungen dürfte hervorgehen, daß die Resultate, zu denen Schepotieff in seinen „Amöbenstudien“ gekommen ist, nur mit Vorbehalt bei theoretischen Betrachtungen zu verwerten sind.

3. Beschreibung der einzelnen Arten und ihre Kern- und Körperteilung; Literatur.

a) *Amoeba verrucosa* Ehrbg.

(Tafel 4.)

Diese größte Amöbe, deren Teilung ich verfolgen konnte, fand Herr Geheimrat Hertwig in der Kiemenhöhle einer verendeten Kaul-

quappe. Sie saß dort in einem dichten Filz von Pilzfäden, die ihr zusammen mit Bakterien zur Nahrung dienten. Es handelt sich nicht um einen Parasitismus der Amöbe, da sie ja nicht von Gewebsbestandteilen der Kaulquappe sich nährte, sondern nur die parasitierenden Pilzhyphen und Bakterien verzehrte. Außerdem würde allein die Tatsache, daß ich die Tiere mehrere Monate lang in Wasser weiterzüchtete, dafür sprechen, daß wir es mit freilebenden Formen zu tun haben.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Geheimrat Hertwig nochmals meinen herzlichsten Dank aussprechen, daß er mir eine Erweiterung meiner Studien ermöglichte, indem er mich auf diese schöne Form aufmerksam machte und mir Material davon überließ. Später fand ich dann in Pilzrasen, die sich in der Ablaufrinne von Aquarientischen gebildet hatten, dieselbe Amöbe in großen Mengen wieder und zwar in Gesellschaft mit *A. terricola* Greeff und *A. vesiculata* Penard. Es war mir daher möglich, diese drei Formen direkt miteinander zu vergleichen und ich muß Penard recht geben, daß es sich dabei sicher um drei ganz verschiedene Arten handelt. Das geht vor allem aus dem Bau der Kerne hervor. Ich kann es daher nicht verstehen, daß Grosse-Allermann (1909) gerade diesem nach meiner Meinung wichtigsten Bestimmungsmerkmale keine ausschlaggebende Bedeutung zukommen lassen will. Leidy (1879), auf den er sich dabei stützt, hat sicher unter dem Namen von *A. verrucosa* drei verschiedene Arten beschrieben und abgebildet, nämlich *A. terricola*, *A. verrucosa* (*sphaeronucleolus?*) und *A. striata*.

Ich will zunächst eine Beschreibung der von mir untersuchten und als *A. verrucosa* bezeichneten Amöbe geben und komme später noch einmal auf die verwandten Formen zurück.

Das Plasma der Amöbe ist vollkommen farblos, nur in alten, vernachlässigten Kulturen, in denen sie sich hauptsächlich von Diatomeen nährt, nimmt sie einen leicht bräunlichen Ton an. Ecto- und Entoplasma sind scharf getrennt (Fig. 1). Das Ectoplasma ist im Leben vollkommen hyalin, an seiner Oberfläche ist es mit einer anscheinend ziemlich dicken Pellicula bedeckt. Diese legt sich ständig in Falten und gibt dem Tier ein sehr charakteristisches Aussehen. Die Pellicula von *A. terricola* ist offenbar noch dicker, weshalb bei ihr die Faltenbildung noch stärker hervortritt, die von *A. vesiculata* scheint sehr dünn zu sein, dafür spricht vor allem ihre große Beweglichkeit, während *A. verrucosa* ziemlich träge ist. Freilich ist es nicht so schlimm, daß man wie Rhumbler (1898) von einer „unerträglichen Langsamkeit“ sprechen könnte. *A. terricola* bewegt sich

jedenfalls noch weniger lebhaft als *A. verrucosa*. Trotzdem glaube ich nicht, daß Rhumbler *A. terricola* zu seinen Untersuchungen verwendet hat, wie Penard annimmt. Über die rollende und fließende Bewegung habe ich schon oben S. 14ff. gesprochen. Das Entoplasma ist dicht mit feinen, stark lichtbrechenden Granulationen erfüllt, es enthält gewöhnlich im Hinterende eine große kontraktile Vacuole, die durch Zusammenfließen einer größeren Zahl einzelner Anlagen entsteht (Fig. 1). Besonders charakteristisch für *A. verrucosa* ist ihr Kern, der im Leben sehr deutlich sichtbar ist, was auch Gruber (1894) betont. Er ist von einer doppelt konturierten Membran umgeben und ist im Ruhezustande kuglig oder etwas oval, kann aber bei der Bewegung stark deformiert werden. Überhaupt wird der Kern der Pellicula-Amöben ständig durch die Plasmaströme im Körper herumgeschoben und ihm dabei ziemlich übel mitgespielt. Ganz besonders schlimm ergeht es in dieser Hinsicht dem Kern von *A. vesiculata*, der immer wieder zwischen den Vacuolen des Entoplasmas gequetscht und gezogen wird, sodaß er jeden Augenblick fast eine andere Form hat. Der Kern der *A. verrucosa* enthält einen großen runden oder ovalen Binnenkörper, dessen Zusammensetzung aus feinen Kügelchen sehr deutlich ist, wie es auch Fig. 1 zeigt. Neben dem Binnenkörper findet man noch ein oder auch zwei homogene kuglige Gebilde, die viel weniger lichtbrechend sind als die Chromatinpartikelchen des Binnenkörpers und daher leicht der Beobachtung entgehen können. Es handelt sich um Nucleolen, von denen später noch die Rede sein soll. *A. verrucosa* frißt alles, was ihr in den Weg kommt: Bakterien, einzellige grüne Algen, Diatomeen, Rotatorien, die manchmal so groß sind, daß sie nur von einer dünnen Schicht Plasma umgeben werden können. Trotzdem habe ich nie beobachten können, daß die Amöbe einen derartigen unbequemen Nahrungskörper wieder ausgestoßen hätte. Vielmehr bleibt sie, wenn er gar zu groß ist, ruhig liegen bis sie ihn zum Teil verdaut hat und er dadurch etwas geschrumpft ist, dann schleppt sie ihn beim Herumkriechen in eine große Vacuole eingeschlossen (Fig. 1 Na) mit sich fort. Pilzfäden und Fadenalgen rollt sie in der Weise auf, wie es Rhumbler beschrieben hat. Ich habe den Vorgang oft beobachten können. Die Größe der *Amoeba verrucosa* ist recht verschieden: Länge 45—120 μ, Breite 30—80 μ; die während der Teilung abgekugelten Tiere messen 45—70 μ, meist 60 μ.

Ich glaube, daß diese Amöbe mit der von Ehrenberg (1838) als *A. verrucosa* beschriebenen identisch ist, wenigstens gibt Ehrenberg an, daß er „anfangs in einigen, später in allen Individuen einen runden

drüsigen, ansehnlich großen Körper" sah, den er für eine männliche Samendrüse hielt. Er meint damit offenbar den Kern, dessen Binnenkörper schon mit einer Drüse verwechselt werden kann wegen der feinen Körnelung, die ihm die Chromatinpartikelchen verleihen, aus denen er sich aufbaut. Leidy scheint die gleiche Amöbe vorgelegen zu haben, wenigstens erinnern die Kerne, die er in Fig. 30—32 u. 36 zeichnet, an den Bau des Kerns, wie ich ihn oben schilderte.

Mit der Beschreibung, die Mereschkowsky (1879) von seiner *A. verrucosa* gibt, läßt sich gar nichts anfangen; ebenso sind die Angaben von Cash and Hopkinson (1905), die offenbar die Amöbe nicht aus eigner Anschauung kennen, von geringem Wert. Sie stehen noch ganz auf dem Boden von Leidy, denn sie sagen: „These animals are subject to great variation." Ihre Größenangabe bewegt sich zwischen 200 und 350 μ, was zwar für *A. terricola* richtig ist, aber nicht für *A. verrucosa* gilt. Ganz falsch ist aber, was sie am Schlusse vorschlagen: „We consider it safer to make *A. terricola* synonymous with the original *A. verrucosa* of Ehrenberg." Den Kern von *A. terricola* hätte Ehrenberg sicher nicht für eine Samendrüse gehalten.

Die einzigen, die eine genauere Kenntnis von der Gruppe der Pelliculaamöben haben, sind Greeff und Penard. Beide beschreiben eine Form, die Greeff (1891) *A. sphaeronucleolus* [1]) genannt hat, die kleiner als *A. terricola*, in der Regel völlig farblos und charakterisiert ist durch ihren „von den beiden anderen wesentlich verschiedenen Nucleus". Dieser enthält „einen einzelnen großen, sphärischen Nucleolus, stark chromatisch und einige kleine Vacuolen tragend". Dieser Nucleolus kann — und darin stimmt mit Greeff, Penard (1902, 1905) überein — „in eine größere Anzahl kleinerer Kugeln" zerfallen, außerdem kann er nach Penard eine große zentrale Vacuole aufweisen. Die Größe gibt Penard auf 100—150 μ an, die Pellicula soll sehr fein sein. Das alles paßt zum großen Teil auch auf meine Amöbe, niemals jedoch konnte ich einen Zerfall des Binnenkörpers beobachten, der sich nach der Schilderung der beiden zuletzt genannten Autoren bei *A. sphaeronucleolus* ziemlich häufig finden dürfte. Ich kann daher meine Amöbe nicht mit ihr identifizieren, glaube aber, daß die Ähnlichkeit des Binnenkörpers mit der von Ehrenberg geschilderten „Samendrüse" genügt, um sie

[1]) Wenn in der Mitteilung Greeff's von 1891 „*sphaeronucleosus*" steht, so ist das wohl nur ein Druckfehler, nicht, wie Penard (1902) daneben noch vermutet, eine falsche Konstruktion an Stelle von „*sphaeronucleosa*".

als *Amoeba verrucosa* zu bezeichnen und damit endlich diesen bisher so vagen Begriff mit einem bestimmten Inhalt zu erfüllen.

Die Diagnose von *Amoeba verrucosa* lautet dann: Protoplasma farblos, durchsichtig, Ecto- und Entoplasma deutlich getrennt, Ectoplasma hyalin, Entoplasma fein granuliert. Pellicula ziemlich dick, bei Bewegung Längsfalten bildend, bisweilen Schopfbildung am Hinterende. Kern deutlich sichtbar, kugeliger oder ovaler Binnenkörper aus kleinen Chromatinkügelchen, die ihm ein feinkörniges Aussehen geben, daneben ein oder zwei schwach lichtbrechende, schwer sichtbare Nucleolen. Kontraktile Vacuole groß, in Einzahl, entsteht aus kleineren einzelnen Anlagen. Größe 45—120 μ.

Die Angabe von Doflein (1909), daß *A. verrucosa* „gelblich durchsichtig sein könne, trifft nur in Ausnahmefällen zu. Ich muß ihm widersprechen, wenn er sagt, daß die Pseudopodien eckig oder kantig seien (man vergleiche dazu die vollkommen richtige Figur 33 bei Leidy), ebenso gibt das Schema auf S. 27 von Doflein nicht die charakteristische Form, die Pseudopodien sind viel mehr abgerundet. Dagegen muß ich Doflein beistimmen, wenn er sagt: „Über die Fortpflanzung von *A. verrucosa* ist nichts bekannt, nicht einmal die gewöhnliche Zweiteilung von Protoplasma und Kern ist beschrieben".

Was Gruber (1894) als Teilungsstadium von *A. verrucosa* bezeichnete, bezieht sich nicht auf diese. Das geht aus einem Vergleich meiner Abbildungen mit der Schilderung Gruber's hervor. Während ich immer einen großen kompakten Körper im Innern des Kernes fand, gibt Gruber an, daß „das Morulit" (wie er den Binnenkörper nennt) verschwunden sei „und statt dessen nur einige kleine schwach gefärbte Chromatinkörnchen vorhanden" gewesen seien, „die im ungefärbten Teil des Kerns zerstreut lagen". Es scheint, daß sich in seinen Kulturen außer der *Amoeba verrucosa* noch andere Pelliculaamöben, etwa *A. vesiculata*, befanden, die einen Kern mit fein verteiltem Chromatin besitzen.

Das Entoplasma zeigt in gut fixierten Präparaten eine unregelmäßig wabige Struktur, ähnlich wie es Schubotz (1905) für *Amoeba proteus* beschrieben hat. Flüssigkeitsvacuolen von verschiedener Größe sind darin verteilt. Außerdem finden sich in wechselnder Zahl und Größe Kugeln, die sich stark mit Boraxkarmin und Delafield's Hämatoxylin färben; bei den Eisenhämatoxylinpräparaten hatten sie stets nur einen grauen Ton, wohl eine Folge der starken Differenzierung. Im Leben sind sie als stark lichtbrechende Gebilde deutlich wahrnehmbar. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich sie den

„Eiweißkugeln“ gleichsetze, die von verschiedenen Autoren bei Amöben und Radiolarien beschrieben und durch Schubotz einer genauen Untersuchung unterzogen wurden. Ähnliche Gebilde scheinen die stark färbbaren „Bütschli'schen Kugeln“ zu sein, die Lauterborn (1896) bei Diatomeen fand. Alle diese Zelleinschlüsse stellen offenbar Reservestoffe dar. Meyer (1904) hat die Ansicht ausgesprochen, daß es sich dabei um das bei Bakterien, Pilzen und Algen weit verbreitete Volutin, eine Nucleinsäureverbindung, handelt. Reichenow (1909) schloß sich ihm an; er erblickt im Volutin einen besonderen Reservestoff für den Kern, den „Regulationsstoff“ in dem Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma“.

Das Ectoplasma zeigt an günstigen Stellen eine feinwabige Struktur.

Im Kern, dessen Membran auch im gefärbten Präparat sehr deutlich hervortritt, findet man außer den schon beschriebenen beiden Bestandteilen, dem Binnenkörper und dem Nucleolus, noch einen dritten: ein achromatisches Reticulum. Es liegt auf allen fixierten Präparaten, die ich besitze, niemals der Kernmembran im ganzen Umkreis an, wohl ein Zeichen von Schrumpfung. Mit stärkeren Vergrößerungen erkennt man ein sehr feines und regelmäßiges Wabenwerk mit verdickten Knotenpunkten. Diese sind es wohl, die Gruber (1884) als „äußerst feine Körnchen“ im Kernsaft beschreibt und für „vorgebildete Chromatinteilchen“ hält. Der Nucleolus liegt stets im Reticulum eingebettet, wo er auch während der Teilung bleibt. Nach dem Verhalten gegenüber Farbstoffen schließe ich, daß er aus einer plastinartigen Substanz besteht. Denn er färbt sich mit Boraxkarmin nur ganz schwach und tritt durch sein homogenes Aussehen sehr scharf aus dem körnelig erscheinenden Reticulum hervor (Fig. 14—17, 18, 20—22, 26, 27). Der eigenartige durchsichtige Glanz, der ihm eigen ist, läßt sich in der Zeichnung nicht wiedergeben. Mit Delafield's Hämatoxylin färbt er sich gar nicht und ist dann nur schwer aufzufinden (Fig. 19), doch kommt einem auch hier jener Glanz und der homogene Bau zu Hilfe. Mit Eisenhämatoxylin dagegen wird er tiefschwarz (ich komme später noch einmal darauf zurück).

Der Binnenkörper endlich (Fig. 14) als der dritte Bestandteil des Kerns enthält das gesamte Chromatin. Für gewöhnlich zeigt er einen deutlich wabigen Bau mit gleichmäßigen Elementen. Die Knotenpunkte und von da aus ein Teil der Wabenwände sind mit Chromatin infiltriert. Das Gerüstwerk besteht offenbar aus Plastin und damit liegt auch hier, wie bei allen von mir untersuchten

Amöben, im Binnenkörper ein Amphinucleolus vor. Die gleichmäßige Wabenstruktur ist der typische Zustand, wenigstens deutet darauf das Aussehen des Binnenkörpers im Leben hin; immer bietet der Körnerhaufen, als der er dann erscheint, einen sehr regelmäßigen Anblick dar. Im fixierten Präparat findet man öfter ziemlich grobmaschige Binnenkörper, wobei die Waben verschiedene Größe zeigen können. Ich glaube derartige Bilder zum Teil der Fixierung zuschreiben zu können. Auch das in Fig. 15 abgebildete Stadium ist wohl ein Kunstprodukt, es fand sich hier im Zentrum eine dichte Infiltration mit Chromatin, die bei schwachen Vergrößerungen ein nucleolusartiges Gebilde vortäuschte. Mit stärkeren Systemen sieht man jedoch, daß dieser dichtere Bezirk in die mehr lockere Außenzone an einigen Stellen kontinuierlich übergeht. Keinesfalls handelt es sich um ein Centriol oder eine Sphäre, wie besonders die Teilung zeigt.

Den ersten Schritt dazu stellt Fig. 16 dar. Der Binnenkörper hat sich stark aufgebläht und das Wabenwerk ist zu groben Strängen zusammengeflossen, die eine netzartige Anordnung zeigen. Der ganze Körper ist in die Länge gestreckt und ähnelt einer kurzen Spindel, deren Oberfläche langgestreckte Polygone, meist unregelmäßige Sechsecke, umspinnen. Die längere Achse der Polygone ist in der Richtung der Längsachse der Spindel eingestellt. Die Entstehung dieses Gebildes müssen wir uns wohl in folgender Weise denken: Die Waben des Binnenkörpers fließen zu einem weitmaschigen Netz von Polygonen zusammen. Indem diese sich alle in einer Richtung strecken, wird aus der gefelderten Kugel ein spitzes Oval. Es handelt sich also um die Umordnung eines Maschenwerkes, wobei „die longitudinalen Züge . . . sich auf Kosten der quer gerichteten vergrößern", ein Vorgang, der nach Hertwig (1898) auch die Streckung des Kernes der Actinosphärien während der Caryokinese bedingt. (NB. Es ist demnach die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die oben geschilderten grobmaschigen Binnenkörper am Anfang der Teilung standen.)

Das achromatische Netzwerk ist ebenfalls etwas in die Länge gezogen, sonst aber unverändert.

Dagegen sind in diesem Stadium zwei Plastinnucleolen vorhanden. Ich möchte darauf keinen Wert legen, zumal ich das nächste Stadium (Fig. 17) ebenfalls einmal mit zwei Nucleolen fand.

Fig. 17 zeigt die Teilung einen Schritt weiter. Man sieht noch die netzartige Anordnung der Fig. 16, aber das Chromatin ist schon zum größten Teil nach den beiden Polen abgeflossen und die da-

zwischen ausgespannten Netze sind mit reihenartig angeordneten Körnchen bedeckt. Es müssen bei diesem Vorgang ziemlich heftige Strömungen stattfinden, denn jedesmal sind die Plastinnucleolen in Mitleidenschaft gezogen, was sich deutlich in der langgestreckten Form ausdrückt. Das achromatische Reticulum liegt der Spindel in diesem Stadium dicht an und ist nur durch die feine Körnelung, die das ganze Gebilde hat, nachweisbar.

In Fig. 18 und 19 sind bei zwei verschiedenen Färbungen (Boraxkarmin und Delafield's Hämatoxylin) entsprechende Stadien abgebildet. Das Wesentliche ist, daß jetzt deutliche Spindelfasern zwischen den beiden Polkappen auftreten und daß sich alles Chromatin an den Polen angesammelt hat bis auf einen Rest, der eine Äquatorialplatte bildet. Diese besteht aus Chromosomen, welche bei schwacher Vergrößerung den Eindruck von Stäbchen machen; mit stärkeren Systemen lösen sie sich jedoch in hintereinandergereihte Körnchen auf.

Das achromatische Reticulum ist auf beiden Bildern nur an einigen Stellen deutlich sichtbar, im übrigen ist es der Spindel dicht angelagert. Der Nucleolus liegt von jetzt ab mehr oder weniger genau in der Mitte der Spindel (natürlich im achromatischen Reticulum!). Fig. 19 gibt außerdem Aufschluß über die Beschaffenheit der Polkappen (Delafield-Färbung, in gleicher Weise färbt Eisenhämatoxylin). Sie bestehen, was bei der Boraxkarminfärbung nicht so scharf hervortritt, aus Chromatin, das noch deutlich die inneren Partien einnimmt, und einer schwach färbbaren Substanz, wohl Plastin. Doch hat dieses Plastin offenbar eine andere Zusammensetzung als das des Nucleolus. Denn während dieser mit Eisenhämatoxylin ebenso schwarz wird wie das Chromatin, nimmt das Polkappenplastin nur einen braungrauen Ton an.

Die Äquatorialplatte teilt sich in zwei Tochterplatten; wie das erfolgt, habe ich nicht feststellen können, es liegt mir nur das in Fig. 20 dargestellte Stadium vor, das sonst nichts Besonderes gegenüber dem vorhergehenden aufweist.

Dagegen gibt Fig. 21 ein besonders klares Bild von dem Aufbau der Teilungsfigur. Die beiden Polkappen sind durch eine sehr deutliche Spindel verbunden, in der ich 12 Spindelfasern zählen konnte. Die Tochterplatten, die die Polkappen noch nicht erreicht haben, sind aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt, die wie Perlen auf den Spindelfasern aufgereiht sind. Wir haben demnach in diesem Falle sicher 12 Chromosomen. Auch die Äquatorialplatten und die übrigen Tochterplatten lassen auf 12 schließen. Die Pol-

kappen sind nach innen schräg abgestutzt, ihr Durchmesser beträgt etwa das Doppelte von dem der Spindel. Dadurch erhält der Teil, der aus dem Binnenkörper stammt, das Aussehen einer Hantel. Den Griff der Hantel, d. h. die Spindel, umlagert das achromatische Reticulum und bildet in der Fortsetzung der Hantelköpfe eine zweite Spindelfigur, die aber keine faserige Struktur aufweist. Hier sieht man besonders deutlich, daß der Plastinnucleolus im Reticulum liegt.

Unter weiterer Streckung wird jetzt die Mitte der Spindel allmählich durchgeschnürt (Fig. 22—24); dabei rücken die Tochterplatten bis direkt an die Polkappen heran. Diese bieten in Fig. 22 ein eigenartiges Aussehen dar. Man erhält bei hoher Einstellung eine Kappe, die die Kernspindel umfaßt, bei tieferer Einstellung kommt eine zweite zum Vorschein, die stark darüber hinausgreift und auch das Reticulum umkleidet. Offenbar ist hier das Reticulum ganz auf die eine Seite der Kernspindel gedrängt worden und daher wird der Teil der Polkappen, der die Spindel umfaßt, durch eine scharf ausgeprägte Furche von dem breiteren Teil abgesetzt, der das Reticulum umschließt.

Fig. 23 ist mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Man sieht besonders auf der linken Seite sehr deutlich die Chromosomen, die als fadenförmige Gebilde auftreten. Sie liegen direkt der Polkappe an, die sich hier hauptsächlich aus Plastin zusammengesetzt darstellt. Auf der rechten Seite ist das Verhältnis gerade umgekehrt: die Chromosomen sind viel chromatinärmer als die Polkappe. Die Spindelfasern sind nicht so deutlich, dafür erkennt man, daß sie durch parallel gestellte Wabenreihen vorgetäuscht werden.

Es ist hier der Ort, das Verhalten der Kernmembran nachzuholen. Sie bleibt als scharfe doppelte Kontur erhalten bis zum Stadium der Fig. 24, dann erst schnürt sie sich durch und trennt dabei zugleich das Reticulum.

Fig. 24 zeigt zum ersten Male keinen Plastinnucleolus, und ebenso habe ich in Fig. 25 vergeblich danach gesucht, dagegen tritt er bei der Wiederherstellung der ruhenden Kerne wieder auf (Fig. 26 u. 27), aber auch da war er nur in einem der beiden Tochterkerne zu finden. Ich glaube nicht, daß bei der Teilung ein Kern den alten Nucleolus erhält, während der andere ihn neubildet, sondern ich vermute, daß er bei oder kurz vor der Durchschnürung der Kernmembran aufgelöst wird. Leider habe ich versäumt, diese Frage am lebenden Tier zu entscheiden, obwohl das leicht möglich gewesen wäre.

Über die Bedeutung des Nucleolus läßt sich schwer etwas aussagen. Sein Verhalten gegenüber dem Eisenhämatoxylin macht es wahrscheinlich, daß er nicht allein aus Plastinsubstanz besteht, sondern noch andere Stoffe in gelöster Form enthält. Wie aus der Färbbarkeit mit Boraxkarmin und Delafield's Hämatoxylin hervorgeht, kann es sich dabei nicht um Chromatin handeln. Man tut einstweilen am besten, wenn man das Gebilde als Stoffwechselnucleolus auffaßt.

Die Umbildung der Tochterkerne zu den ruhenden Kernen ist sehr einfach, alles was aus dem Binnenkörper stammte, also Polkappen, Chromosomen und Spindel, zieht sich wieder zu einem zunächst rundlichen Körper zusammen. Das Reticulum hüllt diesen wie im Anfang von allen Seiten ein und der Nucleolus wird früher oder später neu gebildet.

Während der Teilung tritt eine Erscheinung auf, die ich im Anfang ganz übersehen hatte: es bildet sich außerhalb der Kernmembran eine Plasmastrahlung aus. Zum ersten Male konnte ich sie feststellen auf dem Stadium der Äquatorialplatte (vorher sieht man keine Spur davon) und zwar fand ich zwei sehr zarte Strahlungen vor (Fig. 18). Ich muß die Frage offen lassen, ob sie sich aus einem Strahlungszentrum entwickeln oder ob gleich zwei getrennte Sphären auftreten. Ich persönlich neige mehr der zweiten Annahme zu. Von Fig. 20—24 ist die Strahlung deutlich zu verfolgen, nach der Durchschnürung des Kerns ließ sie sich nicht mehr feststellen (Fig. 25). Oft ist die Kernmembran an der Stelle, wo die Sphäre ihr ansitzt, etwas spitz ausgezogen, besonders deutlich in Fig. 23; manchmal bildet sich dort eine kuppelförmige Aussackung (Fig. 21) und darin findet man dann eine stab- oder kugelförmige Verdichtung (Fig. 21 links). Oder die Verdichtung liegt in einer Eindellung der Kernmembran (Fig. 24 links), meist aber schien sie ganz frei im Protoplasma zu liegen. In einigen Fällen konnte ich im Zentrum der Strahlung keine Spur einer Verdichtung finden. Ich glaube nicht, daß ein echtes Centrosom vorliegt, wenigstens spricht dagegen außer der Variabilität der Gestalt sein Verhalten gegenüber dem Eisenhämatoxylin, mit dem es sich nur wenig stärker färbt als das umgebende Plasma (Fig. 23) und das rührt offenbar von seinem dichteren Bau her. Sehr schön sieht man besonders in der eben angeführten Figur den Aufbau der Strahlung aus radiär angeordneten Waben. Die Strahlung selbst ist nach meiner Meinung lediglich der Ausdruck von Diffusionsströmen, die entstehen, sobald der Kern sich energisch in die Länge streckt. Daher findet man

auch in Fig. 17 noch nichts davon, ebenso verschwindet die Sphäre, sobald die Tochterkerne zur Ruhe gekommen sind (Fig. 25). Keinesfalls liegen individualisierte Centrosomen vor wie bei den Metazoen.

Es bleibt jetzt nur noch das Verhalten des Plasmaleibes zu besprechen. Die Amöbe behält ihre typische Form bis zum Stadium der Äquatorialplatte, es gelingt daher auch nur bei ständiger Beobachtung eines vor der Teilung stehenden Tieres, die ersten Stadien zu erhalten. Dann kugelt sie sich ab, wie das Fig. 21a und besonders gut Fig. 13 zeigt. Sie bietet dabei ein ganz charakteristisches Aussehen, wovon ich schon oben S. 23f. sprach. Die Pseudopodien sind etwa gleichgroß und gleichmäßig gewölbt, außerdem stehen sie sehr dicht beisammen, so daß die Amöbe von Pseudopodien gleichsam starrt. Dabei sind die Pseudopodien keineswegs in Ruhe. ständig werden die einen eingezogen, während andere vorgebuchtet werden. Aber die Amöbe selbst bleibt ruhig an ihrem Platze liegen. Die beschriebene Gestalt behalten die Pseudopodien bei, während sich der Körper des Tieres allmählich in die Länge streckt und einschnürt, nur sind sie auf den späteren Stadien infolge der Vergrößerung der Oberfläche nicht mehr so zahlreich wie am Anfang. Größere Nahrungsballen werden zunächst in die Mitte genommen und dann einem Tochterindividuum zugeschoben. In Fig. 23a handelt es sich um ein Rotator, das die Amöbe am vorhergehenden Tage aufgenommen hatte und seit dieser Zeit verdaute. Etwa auf dem Stadium der Fig. 25 ändert sich das Verhalten der Pseudopodien. Sie gehen immer mehr in die gewöhnliche Form über und indem sie an der Unterlage sich festsetzen, ziehen sie die Tochtertiere weit auseinander (Fig. 26a). Der Verbindungsstrang reißt schließlich durch und ist bald von jeder der wegkriechenden Amöben eingezogen.

(Die Besprechung ähnlicher Formen der Kernteilung siehe bei *Amoeba tachypodia*, bes. S. 53f.).

b) *Amoeba tachypodia n. sp.*

(Tafel 5.)

Diese Amöbe, die ich einstweilen als neue Art bezeichne, stammt aus einem Weiher in Possenhofen am Starnberger See. Sie gehört zu den *Limax*-Amöben im engeren Sinne (Typus *A. limax*), wie aus der Kernteilung deutlich hervorgeht (vgl. bes. Fig. 43—45). Die Zahl der Amöben, deren Kern in der Anaphase der Teilung die

zum ersten Male von Vahlkampf (1905) beschriebene charakteristische Figur eines Fadens mit angeschwollenen Endstücken und angelagerten Polkörpern zeigt, erhöht sich durch diese neue Form auf drei (*A limax*, *A. diplomitotica*, *A. tachypodia*). Wir haben es hier meiner Meinung nach höchstwahrscheinlich nicht mit Arten zu tun, sondern nur mit Varietäten einer und derselben Art: *A. limax*. Man würde also die vorliegende Amöbe besser als *A. limax*, var. *tachypodia* bezeichnen und entsprechend die von Aragão (1909) beschriebene als *A. limax* var. *diplomitotica*.

Penard (1902) vertritt ebenfalls die Ansicht, daß der Ausdruck *A. limax* „devrait être considéré non comme constituant une forme spécifique précise, mais comme représentant tout un groupe d'Amibes". Wenn seine Angaben richtig sind, dann schwankt die Größe der Varietäten innerhalb sehr weiter Grenzen; für die größten gibt er 100 μ an, dagegen mißt die von Vahlkampf untersuchte *A. limax* nur 3—4 μ; *A. diplomitotica* und *A. tachypodia* erreichen bis 40 bzw. 30 μ im langgestreckten Zustand.

Rhumbler (1905) meint, daß die von Vahlkampf untersuchte Amöbe eine Strohamöbe und nicht die *Amoeba limax* gewesen sei. Sicher haben beide Forscher verschiedene Amöben vor sich gehabt. Es dürfte sich dabei jedoch nicht um zwei verschiedene Arten gehandelt haben, sondern nur um verschiedene Varietäten der *Amoeba limax*. Die Fragestellung ist daher jetzt so: welche Varietät der *Amoeba limax* soll in Zukunft als *Amoeba limax s. str.* gelten? Es empfiehlt sich aus praktischen Gründen, die von Vahlkampf untersuchte Form als *Amoeba limax s. str.* beizubehalten. Sie ist die erste aus der Gruppe der *Limax*-Amöben, die uns genauer bekannt wurde und sie ist unter diesem Namen in einer großen Zahl von Arbeiten angeführt. Will man ganz genau gehen, so kann man sie ja als *Amoeba limax* var. *Vahlkampfi* bezeichnen.

A. tachypodia (Fig. 2—4) besitzt ein sehr dünnflüssiges Protoplasma. Ecto- und Entoplasma sind deutlich getrennt, das Ectoplasma erscheint vollkommen hyalin, das Entoplasma ist von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt. In alten Kulturen ist es gewöhnlich stark vacuolisiert. Es ist eine ziemlich ansehnliche kontraktile Vacuole vorhanden, die ihren Platz, ebenso wie der Kern, ständig ändert, meist aber liegen beide nahe beisammen. Die kontraktile Vacuole entsteht aus einer größeren Anzahl kleinerer Bläschen; ihre Pulsationsdauer schwankt im allgemeinen zwischen 40 und 50 Sekunden, einmal betrug sie nur 32. Der Kern ist im Leben gut sichtbar. Er enthält einen großen Binnenkörper; an der Innenseite der sehr

zarten Kernmembran bemerkt man eine schmale, schwach lichtbrechende ringförmige Zone, die, wie wir später sehen werden, das Außenchromatin enthält. Die Größe der Tiere beträgt 15—30 μ bei 8—14 μ Breite. Die zur Teilung abgekugelten Individuen haben einen Durchmesser von 13—15 μ, meist 14 μ. Die Bewegung ist außerordentlich lebhaft, die Amöbe zeigt daher fast jeden Augenblick eine andere Gestalt; Textfig. 3 mag davon einen schwachen

Textfig. 3. ZEISS homog. Imm. 1.5 mm, Comp. Oc. 8.

Begriff geben; die einzelnen Stadien sind so schnell hintereinander gezeichnet als es anging. Auffällig für eine *Limax*-Amöbe ist die starke Pseudopodienbildung, wodurch das Tier bisweilen (Fig. 2) an eine *A. proteus* erinnert. Die Bildung eines Pseudopodiums macht einen eigenartigen Eindruck: das Ectoplasma bläht sich kugelförmig an einem Punkte hervor, im nächsten Augenblicke entsteht daneben eine zweite und oft noch mehr Hervorwölbungen, die zusammenfließen und so schließlich breitlappige Pseudopodien erzeugen, in die dann das Entoplasma sich ergießt. Die Pseudopodien entstehen bald hier, bald da im ganzen Umkreise des Körpers, die Richtung der Bewegung wechselt daher beständig. Nur in alten Kulturen traf ich die typische *Limax*-Form (Fig. 4), ebenso wenn die Tiere sich einen Tag oder länger unter mit Wachs umrandeten Deckgläsern befanden; in frischem Zustande nehmen sie höchstens vorübergehend eine langgestreckte Gestalt an wie in Fig. 3.

A. tachypodia bildet Schutzcysten, die meist ziemlich regelmäßige Kugeln darstellen (Fig. 5—7). Die Membran ist von einer Gallertschicht überlagert, mit der die einzelnen Cysten untereinander verkleben und dann oft zu ansehnlichen Haufen vereinigt sind, ähnlich wie es Vahlkampf für *A. limax* schildert. Die Größe der Cysten schwankt zwischen 10 und 11 μ; die meisten messen 10 μ.

An den fixierten Exemplaren treten die Vacuolen des Entoplasmas besonders schön hervor. Die Vacuolenwände besitzen deutlich wabigen Bau und erscheinen daher bei Betrachtung mit schwächeren Systemen fein getigert. Auch die Pseudopodien zeigen, besonders wenn sie breit auseinandergeflossen sind, eine zierliche und regelmäßige Wabenstruktur. Der Kern setzt sich deutlich vom Entoplasma ab, er scheint von einer sehr feinen Membran umschlossen zu sein. An ihrer Innenseite befindet sich meist eine einzige Lage von Chromatinkugeln, die ziemlich gleichmäßig rund und auch etwa gleich groß sind. Die regelmäßige Anordnung dieses „Außenchromatins", wie es im folgenden bezeichnet werden soll, wird manchmal durch Verschiebung der einzelnen Kügelchen etwas gestört (Fig. 28). In der Mitte ist, durch Lininfäden mit dem Außenchromatin verbunden und offenbar durch sie in seiner Lage fixiert, ein großer Binnenkörper. Außerdem sind die einzelnen Außenchromatinkugeln miteinander durch Lininfäden verbunden. Bei stärkerer Differenzierung erhält man vom Binnenkörper Bilder wie Fig. 28a u. b: in einer schwächer färbbaren Grundsubstanz von Plastin sind stark färbbare Chromatinkugeln eingelagert. Der Binnenkörper stellt also einen Amphinucleolus dar. Die Hauptmenge des Chromatins nimmt die Peripherie ein; im Centrum sieht man meist mehrere Brocken (Fig. 28a), zuweilen aber erhält man Bilder wie Fig. 28b: das zentrale Chromatinkügelchen ist mit den sechs im optischen Schnitt sichtbaren peripheren durch stärker färbbare Fäden verbunden und ergibt so die bei Protozoenkernen (besonders bei Trypanosomen) bekannte zierliche Sternfigur. Ein Centriol habe ich weder im ruhenden Kern noch bei der Teilung beobachtet. Wohl aber kann ein Kern, der wie Fig. 28b gebaut ist, bei schlechter Fixierung und Färbung ein Centriol vortäuschen.

Die Teilung des Kernes wird außer durch eine Vergrößerung des Binnenkörpers dadurch eingeleitet, daß sich das Außenchromatin in der einen Kernhälfte sammelt und dem Binnenkörper als Kalotte aufliegt. Die Chromatinkügelchen sind meist in 3—4 konzentrischen Kugelschalen angeordnet (Fig. 29). Der Binnenkörper streckt sich nun in die Länge (Fig. 30) und wird von der Seite aus, an der das

periphere Chromatin liegt, eingebuchtet (Fig. 31). (In dieser Figur vermißt man übrigens die regelmäßige Anordnung des Außenchromatins.) In Fig. 32 u. 33 ist die einseitige Einschnürung des Binnenkörpers weiter fortgeschritten, die Körner des Außenchromatins sind deutlich in Reihen angeordnet und die einzelnen Kugeln sind durch Lininfäden verbunden. Selbstverständlich ist immer ein größerer Teil der Reihen durch den Binnenkörper verdeckt. Darauf weist Fig. 34 hin, die ein mit Fig. 33 identisches Teilungsstadium wiedergibt. Nur sieht man den Kern nicht von der Seite, sondern von oben, also um 90° gedreht. Erst wenn der Binnenkörper geteilt ist, tritt das gesamte Außenchromatin wieder zutage (Fig. 35). Man erkennt noch deutlich an der Zuspitzung die Stelle, an der die beiden „Polkörper", wie ich nach dem Vorgange Vahlkampf's (1905) die Teilhälften des Binnenkörpers nennen will, früher zusammenhingen. Der Kern ist gegenüber den Stadien Fig. 30—33 um 90° gedreht!

Somit ist schließlich ein Bild entstanden, das große Ähnlichkeit mit einer typischen Spindel zeigt. In den Fällen, wo sie besonders klar ausgebildet war, konnte ich immer acht Lininfäden mit darauf angeordneten Chromatinkugeln zählen.

Differenziert man die bisher beschriebenen Stadien stärker, so findet man in den entstehenden Polkörpern die beiden im ruhenden Binnenkörper enthaltenen Bestandteile Chromatin und Plastin. Niemals aber ließ sich ein Centriol oder eine Centrodesmose nachweisen. Und das müßte doch gerade auf diesen Stadien seine Tätigkeit entfalten! Die Fig. 29a, 30a, 33a u. 35a mögen dafür zum Beweis dienen.

Zur Bildung einer Äquatorialplatte kommt es nicht. Es erscheint mir ausgeschlossen, daß ich dieses Stadium übersehen hätte, da ich gerade die Anfangsstadien der Teilung sehr häufig zu Gesicht bekam. Und wenn man in Fig. 37 ein Paar „Tochterplatten" vor sich sieht, so sind diese keineswegs in der üblichen Weise durch Spaltung einer Äquatorialplatte entstanden. Wenn man die Fig. 37 ff. mit den vorhergehenden vergleicht, so fällt die starke Chromatinzunahme sofort auf. Es erscheint mir daher wahrscheinlich, daß die einzelnen Kügelchen sich durch Teilung vermehren und daß in Fig. 36 u. 37 dieser Prozeß gerade einsetzt. Fig. 38 ist schon bedeutend chromatinreicher als Fig. 37. Spindelfasern sind von jetzt ab nicht mehr vorhanden, dafür färbt sich die ganze Spindel schwach diffus (Fig. 38 u. 39).

Damit sind die Veränderungen noch nicht beendet, die der Kern erleidet, er befindet sich in der Periode seiner stärksten

Tätigkeit während der ganzen Teilung. Die Polkörper beginnen sich aufzulockern, manchmal schon im Stadium der Fig. 33, in der Regel erst später (Fig. 37). Sie werden stark vacuolisiert (Fig. 40) oder zeigen wie in Fig. 38 u. 39 deutlich einen Aufbau aus einzelnen Chromatinkügelchen in einer Plastingrundlage. Die vorher so scharfe Sonderung des Außenchromatins von dem des Binnenkörpers kann sich dabei stark verwischen, wie besonders in Fig. 38. Es ist hier die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß von den Polkörpern ein Abfluß des Chromatins nach der Mitte zu stattfindet. Ich persönlich glaube nicht, daß es der Fall ist, zumal später die Trennung gewöhnlich wieder sehr deutlich wird. Sollte aber trotzdem eine Mischung der beiden Chromatinbestandteile eintreten, dann muß es ein gegenseitiger Austausch sein, denn in den Endstadien finden wir das gleiche Massenverhältnis wieder wie im Anfang.

Den eigenartigen „Zerfall" der Polkörper erkläre ich mir dadurch, daß sie einen großen Teil ihrer achromatischen und Nucleolarsubstanz (Linin und Plastin) an die Spindel abgeben. Darauf deutet deren diffuse Färbung hin, die vorher nicht zu bemerken ist. Das Plastin dient dann im späteren Verlauf als Kittsubstanz, während das Linin gemeinsam mit ihm das aktive Element für die Teilung darstellt.

Die nun folgenden Veränderungen des Chromatins zwischen den Polkörpern geben die Fig. 39—43 deutlich wieder. War es in Fig. 38 noch gleichmäßig über die Spindel verteilt, so zieht es sich in Fig. 39 zunächst etwas mehr von den Polkörpern zurück, dazu tritt dann in Fig. 40 das Streben nach einer Vereinigung in der Mittellinie. Der Prozeß ist in Fig. 41 schon weiter fortgeschritten und in Fig. 42 sind dann auch die beiden äußeren Körnchenreihen nach der Mitte gerückt. Noch aber sieht man deutlich den Aufbau aus einzelnen Brocken. Die Fig. 43 zeigt davon nur noch in der oberen Hälfte eine leichte Andeutung in ein paar Knötchen des feinen Verbindungsfadens. Das Chromatin ist jetzt — wahrscheinlich unter Mitwirkung von achromatischer Substanz, wovon oben die Rede war — zu einem kompakten „Zwischenkörper", wie ich der Kürze halber das Gebilde nennen will, verschmolzen. Zugleich mit diesem Verbacken zu einem dicken Strang geht ein Abströmen des Chromatins vor sich und zwar nach den Polen zu (Fig. 41 ff.). Der Verbindungsstrang bekommt dadurch an seinen den Polkörpern benachbarten Enden konische Anschwellungen, und außerdem löst sich aus diesen das Chromatin in Form von Kügelchen los und erfüllt zunächst den Zwischenraum zwischen den Polkappen und den

Anschwellungen (Fig. 41—43). Dann tritt es in den freien Kernraum hinaus, wie es die Fig. 44—47 deutlich zeigen.

Inzwischen hat sich die ganze Teilungsfigur stark in die Länge gestreckt, der Verbindungsfaden in der Mitte ist dadurch sehr zart geworden, und in Fig. 45 ist das Chromatin seiner Plastingrundlage offenbar schon vorausgeeilt, wie man an der schwächeren Färbung des Mittelteils sieht. Immer nimmt bei der Streckung der Faden eine geschlängelte Form an, die für die Amöbe direkt charakteristisch ist (Fig. 43—45).

Man erhält auf diesen letzten Stadien deutlich den Eindruck, daß der Zwischenkörper, der sich jetzt wahrscheinlich im Gelzustande befindet, eine stemmende Wirkung entfaltet. Besonders weisen darauf die Windungen des Fadens hin, die durch den Widerstand des Plasmas hervorgerufen werden, das nicht im gleichen Tempo auseinanderweicht wie der Zwischenkörper wächst.

Schließlich reißt dann die Mitte durch und damit sind die beiden Tochterkerne gebildet, deren weitere Umbildung die Fig. 46 u. 47 zeigen. Im Anfang ließ ich mich durch die Fig. 46 zu der Annahme verleiten, daß nur ein Teil des Zwischenkörpers für das neue Außenchromatin verwendet würde und daß der andere mit dem Polkörper zu dem neuen Binnenkörper verschmölze. Doch zeigt Fig. 47, die nach einem stärker differenzierten Präparat gezeichnet ist und bei der der Prozeß schon weiter fortgeschritten ist, daß das ein Irrtum war. Man sieht die Polkappen den Bau des ruhenden Binnenkörpers annehmen, entsprechend den Fig. 28a u. b. Der Rest des Zwischenkörpers ist deutlich von ihm getrennt, stellt ein ganz kompaktes Gebilde dar und liegt in einer dichten Wolke von Chromatinkügelchen, die das neue Außenchromatin darstellen. Von hier bis zum typischen ruhenden Kern ist nur noch ein kleiner Schritt.

Betrachten wir den Mechanismus der Kernteilung im Zusammenhang, so sehen wir das Außenchromatin zunächst passiv dem Einfluß des Binnenkörpers folgen, dann aber tritt es selbst aktiv auf und schiebt nun seinerseits den Binnenkörper vor sich her. Es ist mir wahrscheinlich, daß das eigentlich tätige Element, die achromatische Substanz, auch in dieser zweiten Periode dem Binnenkörper entstammt, so daß dieser tatsächlich die ganze Kernteilung verursacht. Er ist das Äquivalent des Centrosoms der Metazoen.

Ich habe jetzt noch zweierlei nachzuholen: das Verhalten der Kernmembran und die Teilung des Zellplasmas. Die Kernmembran

bleibt während der ganzen Teilung bis zum Stadium der Fig. 43 erhalten, erst in Fig. 44, zugleich mit dem Eintritt der Plasmateilung, schnürt sie sich durch.

Der Protoplasmakörper zeigt in den ersten Stadien der Kernteilung, die sich in der Hauptsache am Binnenkörper abspielen, keine Veränderung; die Tiere haben die typischen Bewegungsformen der Amöbe. Erst wenn die „Spindelbildung" eintritt, also im Stadium der Fig. 38 u. 39, nimmt der Körper Kugelgestalt an. Fig. 40 gibt einen Ausnahmefall wieder. Das weitere Verhalten, den Übergang in ellipsoide Form und die Durchschnürung zeigen die Fig. 43—45. Während der Abkugelung ist das Ectoplasma auf kurze spitze oder stumpfe Pseudopodien reduziert, und erst im Augenblick der Trennung (Fig. 45), treten die breiten, lappigen Pseudopodien wieder hervor.

Überblickt man den hier beschriebenen Teilungsvorgang, so ergibt sich eine große Ähnlichkeit mit der Darstellung, die Vahlkampf (1905) von der Teilung der *Amoeba limax* gibt. Nur sind alle Verhältnisse bei *Amoeba tachypodia* klarer, weil die Elemente größer sind. Immerhin lassen sich folgende vier Differenzpunkte aufstellen:

1. Die Durchschnürung des Binnenkörpers schreitet bei *A. limax* von allen Seiten gleichmäßig vor,
2. *A. limax* besitzt kein Außenchromatin,
3. die Chromosomen werden daher aus dem Binnenkörper gebildet, die Polkörper geben während der Teilung ihre gesamte Substanz an den Zwischenkörper ab,
4. es kommt zur Bildung einer Äquatorialplatte und von Chromosomen.

Dem ersten Punkt möchte ich keine prinzipielle Bedeutung zumessen, wenngleich das Verhalten des Binnenkörpers charakteristisch für die Art ist. Jedenfalls ist das Ergebnis beider Modifikationen der Durchschnürung dasselbe, Anders ist es bei Punkt 2 und 3. Wenn man nicht annehmen will, daß Vahlkampf das Außenchromatin übersehen hat, wozu aber um so weniger ein Grund vorliegt, weil er ja nach Schnittpräparaten gearbeitet hat, so lassen sich die Telophasen nur in seiner Auslegung deuten. Der Binnenkörper von *A. limax* beherbergt demnach das gesamte Chromatin des Kernes und erst während der Teilung kommt es zu einer Sonderung in die beiden Teile, wie sie als Außenchromatin und Binnenkörperchromatin bei *A. tachypodia* ständig vorhanden sind. Der vierte Punkt endlich,

die Ausbildung von Chromosomen und von einer Äquatorialplatte, dürfte keine ausschlaggebende Bedeutung haben. Wir haben in dem vorliegenden Teilungstypus offenbar eine sehr primitive Mitose vor uns. Es darf uns deshalb nicht wundern, wenn wir im einen Falle Chromosomen und eine Äquatorialplatte finden (*A. limax*), während wir im anderen nur einen mißglückten Versuch zu ihrer Bildung feststellen können (*A. tachypodia*). Zudem zeigt auch *A. limax*, daß ihr die Ausbildung von Chromosomen durchaus nicht immer gelingt. Die Fig. 17—19 bei Vahlkampf entsprechen vollkommen meinen Fig. 37, 41 u. 42, die infolge ihres lockeren Baues die einzelnen Elemente klarer hervortreten lassen.

Eine ähnliche Unvollkommenheit findet sich nach den Untersuchungen Aragão's (1909) bei *A. diplomitotica*. Hier kommt es zu einer Ansammlung des Außenchromatins in der Äquatorialzone des Kernes, ohne daß damit eine typische Äquatorialplatte erzielt würde (Fig. 4—6, 14—17). Deutlich umschriebene und in bestimmter Zahl wiederkehrende Chromosomen werden nicht ausgebildet. Wohl aber wird eine gleichmäßigere Verteilung des Chromatins angestrebt, was sich in gelegentlich vorkommenden Tochterplatten äußert (Fig. 18). Die Durchschnürung des Binnenkörpers erfolgt in der typischen Hantelform, nur ausnahmsweise finden sich Bilder, wie sie für die *A. tachypodia* typisch sind (vgl. Fig. 16 mit meiner Fig. 33). Über die beiden verschiedenen Teilungsarten, wonach die Amöbe ihren Namen hat, kann man verschiedener Meinung sein. Jedenfalls läßt sich ganz ungezwungen folgende Reihe aufstellen: Fig. 13—17, 4 ff., womit beide Teilungsmodi miteinander verknüpft wären. Zudem sind die zweikernigen Amöben bei weitem nicht so häufig wie die Stadien, die zu ihrer Bildung führen sollen. Vielleicht stellt Aragão einmal das Zahlenverhältnis der Stadien vom Aussehen der Fig. 3 zu denen, wie sie in Fig. 14—17 gezeichnet sind, fest. Wenn die letzteren dabei stark überlegen sind, wie ich vermute, dann wäre die Frage in sehr einfacher Weise entschieden.

Auch bei *Amoeba tachypodia* findet man öfter 2kernige Tiere.[1]) Über ihre Entstehung kann ich nichts Sicheres sagen, trotzdem ich mich bemüht habe, Klarheit darüber zu erhalten. Ich weiß nur, daß die Kernteilung genau so verläuft wie unter normalen Verhältnissen. Daß man die beiden Kerne häufig dicht nebeneinander

[1]) Ferner sieht man bisweilen 4kernige Individuen, ja bei einer nicht näher bestimmten kleinen Amöbe fand ich einmal ein 9kerniges! In dem betreffenden Präparat sind mehrkernige Formen recht häufig.

findet, hat nach meiner Meinung keine besondere Bedeutung. Kern und kontraktile Vacuole liegen bei *Amoeba tachypodia* auch meist Seite an Seite. Das dürfte daher kommen, daß gleich große Gebilde — bei den Kernen handelt es sich außerdem noch um gleich schwere — den Strömungen im Entoplasma in gleicher Weise folgen. Die besondere Lagerung der beiden Kerne erklärt sich damit auf ganz einfache Weise und man braucht nicht seine Zuflucht zu einer „vereinfachten" oder „abgekürzten" Mitose zu nehmen, wie es Aragão tut.

Ich glaube, daß man zu einer derartigen Annahme überhaupt nicht berechtigt ist. Die Kernteilung der Amöben (vor allem der kleinen Formen, um die es sich hier handelt) verläuft so schnell, daß eine „abgekürzte" Mitose keinen nennenswerten Vorteil bringen kann. Das Auftreten eines vom gewöhnlichen abweichenden Teilungsmodus im Leben eines Protozoons ist offenbar bedingt durch physiologische Momente, insbesondere Änderungen der chemischen Konstitution von Kern und Protoplasma, die sich beim Eintritt in die Geschlechtsperiode vollziehen, genauer gesagt: die ihren Beginn veranlassen. Solche vegetative und generative Teilungen kennen wir — um nur zwei bekannte Beispiele anzuführen — vom *Actinosphaerium* (Hertwig 1898) und *Plasmodiophora brassicae* (Prowazek 1905). Besonders interessant sind die Verhältnisse bei der schon oben S. 7 erwähnten neuen Amöbe, worüber ich demnächst berichten werde. Bei der *Amoeba diplomitotica* dagegen und bei *Prowazekia cruzi* (Hartmann und Chagas 1910), deren „abgekürzte Teilung des Hauptkernes" ganz problematisch ist, handelt es sich um Tiere unter vollkommen gleichen Bedingungen und in gleicher Lebensphase.

In letzter Zeit hat Aragão (1910) die Teilung eines Flagellaten aus der Gruppe der Amphimonadinen (*Polytomella agilis*) untersucht und dabei eine ganz ähnliche Mitose festgestellt, wie sie die *Limax*-Amöben (im engeren Sinne) haben. Der Kern besitzt Außenchromatin wie *Amoeba diplomitotica* und *A. tachypodia*. Die Endstadien der Teilung sind vollkommen identisch, nur das Verhalten des Binnenkörpers im Anfang ist abweichend. Er zerfällt nämlich zunächst in seine chromatischen Bestandteile, die Stäbchenform zeigen und sich in der Längsachse der Spindel hintereinanderreihen, während gleichzeitig das Außenchromatin eine typische Äquatorialplatte bildet. Es ergibt sich dadurch ein Bild ähnlich der Fig. 14 bei *Amoeba diplomitotica*, nur stellt der Binnenkörper einen Stab dar ohne jede Einschnürung in der Mitte. Wenn die Trennung des Binnenkörpers

vollzogen ist, haben wir eine typische Spindel vor uns mit Polkörpern an den zugespitzten Enden und einer Äquatorialplatte, die dem Außenchromatin entstammt. Einen Zerfall des Binnenkörpers schon in der Prophase konnte ich gelegentlich auch bei *Amoeba tachypodia* feststellen (vgl. S. 47); was hier ausnahmsweise eintritt, bildet bei *Polytomella* die Regel und stellt somit nichts Besonderes dar.

Dieselbe Doppelnatur der Spindel wie in den eben besprochenen Fällen findet sich ferner bei einem Flagellaten aus der Gruppe der Bodonaceen, *Prowazekia cruzi*, dessen Teilung Hartmann u. Chagas (1910a) beschrieben. Ich hege an der Richtigkeit der Darstellung, die die Verf. von der Kernteilung geben, einigen Zweifel. Dieses Mißtrauen gründet sich auf Beobachtungen, in einem Präparat von demselben Flagellaten, das mir Herr Dr. Aragão demonstrierte. Besonders scheinen mir Hartmann und Chagas die Beteiligung des Außenchromatins übersehen zu haben. Hierüber wird Herr Dr. Aragão demnächst selbst berichten. Ich möchte ausdrücklich betonen, daß es sich in den Präparaten von Herrn Dr. Aragão um *Prowazekia cruzi* handelte, nicht etwa um eine verwandte *Prowazekia*-Art; denn ich konnte auch die von den Verfassern abgebildeten Stadien alle selbst finden.

Der hier besprochene Teilungsvorgang scheint auch bei parasitischen Amöben vorzukommen. Man vergleiche zu diesem Zwecke die Fig. 55 bei Dobell (1909a) mit meiner Fig. 41. Es ist möglich, daß ähnlich wie bei der Encystierung zunächst ein Binnenkörper sich bildet, der sich dann amitotisch teilt, während das übrige Chromatin eine „Spindel" bildet. Jedenfalls hat Dobell recht, wenn er sagt: „It seems that the nuclear division is a kind of very primitive mitosis." Es wäre interessant, einmal die vegetative Teilung der *Entamoeba ranarum* genauer zu verfolgen.

Ebenso zeigt dieselbe Teilung bei *Entamoeba muris* Anklänge an vorstehende Mitosen. Auf den frühesten Stadien fand Wenyon (1907) eine kleine Spindel innerhalb der Kernmembran. „At either pole of the spindle is a more darkly staining area. Achromatic fibres extend between the two poles, and arranged upon these fibres are the chromatin granules, which have left their position upon the nuclear membrane." Also das gleiche Verhalten des Außenchromatins, wie wir es oben sahen. Fig. 5 u. 37d entsprechen etwa meiner Fig. 41. Es ist seltsam, daß beide Beobachter gerade dieses Stadium häufig gefunden haben, während ich es durchaus nicht so oft traf. Ob nun bei den parasitischen Formen dieser Zustand die längste Zeit in Anspruch nimmt oder ob die vorhergehenden Veränderungen

des Kernes weniger scharf markiert sind und deshalb leicht der Beobachtung entgehen, lasse ich dahingestellt. Bei mir waren jedenfalls die frühen Teilungsstadien in der Überzahl.

Die Kernteilung der *Amoeba paedophthora*, die Caullery (1906) als amitotische beschrieb, gehört möglicherweise auch zum *Limax*-Typus.

Schließlich möchte ich in diesem Zusammenhang noch die *Amoeba verrucosa* besprechen, während die verwandten Kernteilungen der Euglenoideen und anderer Protozoen, wie auch die von Nägler untersuchten *Limax*-Amöben im allgemeinen Teil Erwähnung finden sollen.

Der Kern der *Amoeba verrucosa* unterscheidet sich von den vorhergehenden durch den Mangel des Außenchromatins, ebenso wie der Kern von *A. limax*, dem er mithin gleichzusetzen ist. Erst während der Mitose sondern sich die beiden Chromatinsorten. Dann freilich ist die Ähnlichkeit auch mit den übrigen Kernen ziemlich groß. Man muß wohl nach dem Besprochenen die Chromosomen von *A. verrucosa* dem Außenchromatin der *A. tachypodia* z. B. gleichsetzen. Die Mitose ist schon etwas reiner ausgebildet, da sich immer Äquatorialplatten finden, die in Tochterplatten gespalten werden. Freilich bestehen die Chromosomen noch aus Körnchen, die auf den Spindelfasern aufgereiht sind und wohl schwerlich nach Art des Längsspaltes verteilt werden.

Das Verhalten des Binnenkörpers im Anfang der Teilung ist ein schönes Beispiel für die Phylogenie der Spindel. Wir können Schritt für Schritt verfolgen, was Hertwig (1902) in den Sätzen ausspricht: „Die primitivste Form der Spindelfaserung ist ein in einer bestimmten Richtung gestrecktes Netzwerk. Dominierende Entwicklung der Längszüge des Netzes führt uns zu Spindelfasern, wie sie bei *Actinosphaerium* z. B. vorkommen, deutlich differenzierten Längsfäden, welche aber durch zarte Querbrücken miteinander verbunden sind. Gänzlicher Schwund der Querbrücken leitet über zu Formen der Spindeln, bei denen völlig isolierte Fasern von Pol zu Pol verlaufen."

Nach den Untersuchungen von Swarczewsky (1908) teilt sich der Primärkern von *Arcella* genau so wie der von *A. verrucosa*. Es findet im Anfang dieselbe starke Auflockerung des Binnenkörpers statt, zwischen Fig. 10 u. 11 muß man sich wohl ein Stadium denken, das meiner Fig. 16 entspricht. Fig. 11 ist meiner Fig. 17 gleichzusetzen und Fig. 12 entspricht meinen Fig. 18 u. 19. Ob aber tatsächlich die Chromosomen bei *Arcella* in der Anaphase „ver-

schwinden" und die Spindelfasern von neuem mit ihrer Substanz infiltriert werden, ist mir nicht ganz wahrscheinlich. Wenigstens weisen die Verhältnisse bei *A. verrucosa* auf eine Erhaltung der Tochterplatten hin. Das Stadium der Fig. 14 bei Swarczewsky ist vermutlich meiner Fig. 22 gleichzusetzen, bei der die Abgrenzung der Chromosomen von den Polkörpern ebenfalls ziemlich früh verwischt worden ist.

Die Prophasen der Teilung, die bei Swarczewsky noch fehlen, hat kürzlich Khainsky (1911) gefunden und abgebildet. Seine Fig. 28 entspricht etwa meiner Fig. 16, vielleicht auch einem etwas früheren Stadium. Damit hat sich die oben stehende Vermutung, die ich schon vor Erscheinen der Arbeit Khainsky's niedergeschrieben hatte, als richtig erwiesen. Die Übereinstimmung der beiden Kernteilungsmodi ist jetzt außerordentlich groß.

c) *Amoeba lamellipodia* n. sp.
(Taf. 6 u. 7.)

Wie ich in der Einleitung ausführte, trat bei Versuchen, die *Amoeba proteus* auf Agar-Agar zu züchten, eine etwa 30 μ große Amöbe auf. Da es mir unmöglich war, sie mit einer schon bekannten Form zu identifizieren, bezeichne ich sie als neue Art und lege ihr wegen ihrer eigenartigen Pseudopodienbildung den Namen *A. lamellipodia* bei. Die Kultur, der ich die *Proteus*-Amöben entnahm, stammte aus einem Weiher in Possenhofen am Starnberger See.

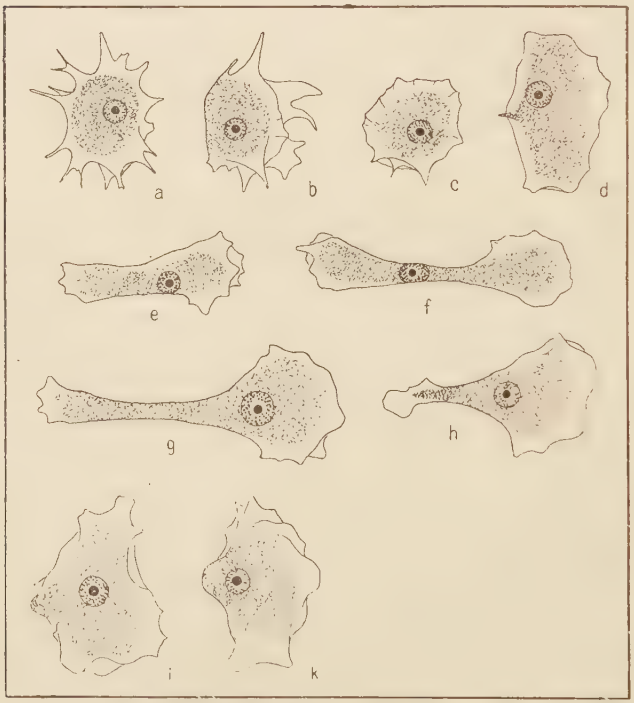
Das Plasma der Amöbe ist hell, durchscheinend und farblos. Ecto- und Entoplasma sind deutlich voneinander gesondert. Das Ectoplasma ist stark ausgebildet, vollkommen hyalin und schmiegt sich in Form von dünnen Lamellen der Unterlage dicht an. Bei der Vorwärtsbewegung laufen am Rande beständig Wellen entlang (Fig. 8), es werden zunächst spitze Pseudopodien vorgestoßen, so daß der Außenrand einer Draperie ähnelt. Indem dann die nach außen konkaven Bögen zwischen den Spitzen allmählich ausgefüllt werden, entstehen breite Pseudopodien aus einer dünnen Schicht. Das Ectoplasma kann das Entoplasma bisweilen als ziemlich breiten Saum auf allen Seiten umgeben, während der Bewegung ist es dem jeweiligen Vorderrande besonders breit vorgelagert. Es macht den Eindruck, als ob das Ectoplasma noch von einer sehr dünnen Pellicula überzogen wäre, besonders wenn die Lamellen etwas gewellt sind oder eine Änderung der Bewegungsrichtung erfolgt. Das Entoplasma ist deutlich vacuolisiert und dicht erfüllt von stark lichtbrechenden Körnchen.

Zur Bildung einer einheitlichen großen kontraktilen Vacuole kommt es nicht, vielmehr sieht man im Entoplasma stets eine größere Zahl (bis 4) etwas vergrößerter Vacuolen, die sich allmählich oder auch in der üblichen Weise zusammenziehen. Inzwischen sind an anderen Stellen schon wieder neue derartige Vacuolen entstanden, so daß also immer die Systole des einen Teils etwa der Anastole des anderen entspricht. Der Kern ist im Leben deutlich zu sehen, die Membran ist meist an ihrer Außenseite mit stark lichtbrechenden Körnchen besetzt, die sich mit Delafield's Hämatoxylin ziemlich dunkel färben. Im Innern tritt sehr scharf der Binnenkörper hervor; nur wenn die Amöbe ganz flach ausgebreitet ist, erkennt man im Kernsaftraum die Zone, die von der Außenkernsubstanz eingenommen wird und die als schwacher Hauch erscheint. Die Größe schwankt beträchtlich: Länge 25—50 μ, Breite 10—18 μ; die zur Teilung abgekugelten Tiere messen 16—25 μ, durchschnittlich 18 μ.

Die Amöbe bildet im Wasser keine Schutzcysten, in alten Kulturen kugelt sie sich zwar ab, ohne jedoch eine Membran abzuscheiden; sorgt man dann nicht für Erneuerung des Wassers, so gehen die Tiere zugrunde. Nur auf Agar-Agar habe ich einige Male Cysten erhalten (Fig. 9). Sie sind leicht kenntlich an einer Ansammlung von stark lichtbrechenden Kügelchen, die meist in der Nähe des Kernes liegt. Die Größe beträgt 11—15 μ, im Durchschnitt 13 μ. Fortpflanzungscysten habe ich bisher nicht zu Gesicht bekommen.

Der typische Gang einer Bewegung ist auf Textfig. 4 dargestellt. Bringt man eine Amöbe auf den Objektträger, so findet man sie zunächst abgekugelt. Dann entsendet sie spitze Pseudopodien nach allen Seiten, zwischen denen schwimmhautartige Lamellen von Ectoplasma ausgespannt sind (a). Die Pseudopodien können auch, wie in b, nur nach einigen Richtungen hin ausgestreckt werden, so daß längere oder kürzere Strecken des Entoplasmas ganz unbedeckt vom Ectoplasma erscheinen. Allmählich fließen die Pseudopodien breiter auseinander (b) und füllen so die Zwischenräume aus, durch die sie vorher getrennt waren; schließlich ist das Tier auf allen Seiten, oder mit einer Unterbrechung, von einer breiten Zone (Ectoplasma) umgeben, die am Rande leicht ausgezackt ist (c). Nun beginnt das Plasma nach einer Richtung zu strömen, wobei immer das Ectoplasma zunächst spitze Pseudopodien voraussendet. Die Amöbe nimmt so die Gestalt eines Rechtecks an, wie in d, das sich stark in die Länge streckt, wenn die Bewegung lebhafter einsetzt (e).

Bleibt das Tier in der angenommenen Richtung, so geht das Viereck in ein Dreieck über. Es erfolgt gewöhnlich eine starke Streckung des Körpers (f, g), wobei der Kern ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen wird (f) und schließlich ins Vorderende zu liegen kommt (g). Häufig erfolgt auf dem Stadium g eine Umkehr der Bewegung und das Hinterende wird zum Vorderende; dann kann man meist ein länger dauerndes Hin- und Herziehen beobachten, das Mittelstück wird stark in die Länge gedehnt, wobei Kern und Binnenkörper stabförmig ausgezogen werden können. Die Zerrungen sind oft so heftig, daß man jeden Augenblick das Zerreißen des Tieres erwartet, der Kern befindet sich stets an der schmalsten Stelle. Endlich trägt die eine Richtung den Sieg davon, das Vorderende fließt fächerartig auseinander (g), das Hinterende spitzt sich immer mehr zu. Das Ectoplasma, das sich bisher dort befand, wird an seiner Basis stark eingeschnürt, so daß eine Art Schopf entsteht (h). Zuletzt findet man ein breites, am Rande leicht ausgezacktes oder gewelltes Pseudopodium am Vorderende; hinten läuft das Entoplasma spitz zu, die Ectoplasmaschicht ist so dünn, daß sie nicht mehr wahrzunehmen ist (h ohne den Schopf am Hinterende!). Das Hinterende wird passiv nachgeschleppt. Das ist die typische Form bei lebhafter Vorwärtsbewegung. Findet jetzt eine Änderung in der Richtung statt, so fließt das Vorderende noch



Textfig. 4. ZEISS hom. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 4.

breiter auseinander, das spitze Hinterende wird eingezogen und die Amöbe bietet jetzt ein Aussehen dar wie in i oder sie wird noch mehr fächerartig wie in Fig. 8 Taf. 3. Indem nun etwa in der Senkrechten zur alten Bewegungsrichtung das Plasma abzufließen beginnt (k), wird der Umriß des Körpers wieder ein langgestrecktes Rechteck wie in e. Von hier aus sind uns die weiteren Umwandlungen bekannt.

Die Bewegung selbst ist lebhaft, ohne schnell zu sein.

Die *A. lamellipodia* hat große Ähnlichkeit mit der *A. vespertilio* Penard, die jedoch viel größer ist (220—250 μ Länge, 40—60 μ Breite) während der Bewegung; abgekugelt 60—80 μ nach Doflein (1907) — gewöhnlich 70 μ, aber sehr variabel nach Penard (1902). Ich gebe hier zum Vergleich eine kurze Charakteristik der *A. vespertilio*: glashelles, wenig gekörneltes Ectoplasma, an Inhaltsgebilden sehr reiches Entoplasma, Pseudopodien von schlanken Kurven abgesetzt, enden mit zipfelförmigen Spitzen. Umriß erinnert meist an einen Entenfuß oder Fledermausflügel. Pseudopodien in Form von ganz feinen Lamellen ausgestreckt, Gestalt außerordentlich veränderlich.

Dazu kommt jetzt noch der gleiche Bau des Kernes und die Übereinstimmung in der Kernteilung, wie ich später nachweisen werde.

Ich habe schon oben S. 43 die Vermutung ausgesprochen, daß *A. limax*, *A. diplomitotica* und *A. tachypodia* nicht verschiedene Arten, sondern nur Varietäten der Art „*limax*“ seien. Der gleiche Fall scheint bei *A. vespertilio* und *A. lamellipodia* vorzuliegen. Immerhin wäre es verfrüht, schon jetzt auf Grund dieser Feststellungen eine Reform der Amöbensystematik vorzunehmen. Ich begnüge mich daher mit diesem Hinweise und gehe zur Schilderung der fixierten Präparate über.

Die Vacuolisierung des Entoplasmas tritt bei den gefärbten Tieren sehr deutlich in Erscheinung. In den Vacuolenwänden findet man die stark lichtbrechenden Kügelchen des Entoplasmas gewöhnlich schwach gefärbt vor, bisweilen aber nehmen sie mit Eisenhämatoxylin einen sehr dunklen Ton an. Ich habe das besonders bei Tieren gefunden, die auf Agar-Agar gezüchtet waren (Fig. 56, 57, 63, 67, 68) oder sich noch nicht lange in Wasserkulturen befanden (Fig. 52, 71). Bei Tieren, die schon längere Zeit in Wasser gezüchtet waren, fand ich die Kügelchen meist schwach gefärbt vor.

Das Ectoplasma zeigt die beschriebenen charakteristischen Pseudopodien (Fig. 52 u. 73); es erscheint auch im fixierten Präparat vollkommen hyalin (im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Amöben).

Der Kern besteht aus zwei gesonderten Teilen, einem stark färbbaren Binnenkörper und einer Substanz, die in ihrer Lage dem Außenchromatin der *A. tachypodia* entspricht, aber hier viel stärker entwickelt ist. Man findet drei und in großen Kernen sogar vier Lagen von Kugeln hintereinander. Diese färben sich sehr verschieden: im allgemeinen nehmen sie einen grauen Ton an, doch findet man auf demselben Deckglas dicht daneben manchmal Tiere, bei denen sie an Tiefe des Farbtones dem Binnenkörper gleichkommen. Nach Behandlung mit Safranin-Pikroindigokarmin erscheint der Binnenkörper rot, während die Substanz des Außenkerns die grüne Farbe des Plasmas annimmt. Nach Mallory zeigt der Binnenkörper die rote Farbe des Fuchsins, der Außenkern ein Blauviolett wie das Plasma. Schon hiernach und nach dem auffallenden Verhalten gegenüber Eisenhämatoxylin (graue Farbe!) muß man folgern, daß die Substanz des Außenkerns der *A. lamellipodia* Achromatin darstellt, das nur infolge seiner sehr dichten Beschaffenheit bisweilen sich wie Chromatin färbt. Diese Annahme wird durch die Kernteilung bestätigt. Differenziert man den Binnenkörper stark, so tritt seine Zusammensetzung aus Chromatinkugeln und Plastin als Grundsubstanz in der schon von der *A. tachypodia* bekannten Weise zutage (Fig. 52a).

Der Kern ist von einer feinen Membran umschlossen, die durch Delafield's Hämatoxylin und Mallory-Färbung am deutlichsten hervortritt. Die Außenkernsubstanz erreicht den Binnenkörper nicht, sondern läßt um ihn herum noch eine schmale Kernsaftzone, in der man deutlich die nach der Membran ziehenden Lininfäden verfolgen kann.

Der Beginn der Kernteilung wird durch eine ziemlich ansehnliche Vergrößerung des gesamten Kernes eingeleitet (vgl. Fig. 52 mit 53—57!). Der Binnenkörper lockert sich stark auf und wird vacuolisiert. In den Wänden der Alveolen sind ziemlich große Chromatinbrocken eingelagert, so daß man mit schwächeren Vergrößerungen den Eindruck eines dichten Körnerhaufens bekommt. Zugleich rückt dieses Chromatin vom Binnenkörper weg, dabei bleiben die einzelnen Brocken anscheinend durch Plastinbrücken verbunden (Fig. 53).

Der Außenkern hat sein Aussehen vollkommen verändert. An Stelle der Kügelchen findet man um den Binnenkörper eine breite Zone einer schwach färbbaren Substanz, die vom vacuolisierten Entoplasma durch einen schmalen helleren Raum abgesetzt ist (Fig. 53—57). Bei Betrachtung mit starken Systemen löst sich die schwach färbbare Zone in ein feines Netzwerk auf, das auf einen wabigen Bau hinweist; an der Grenze gegen das Entoplasma ist

ein Alveolarsaum aus größeren Waben, der daher als hellerer Streifen erscheint. Vergleicht man das Größenverhältnis von Binnenkörper und Außenkern in Fig. 52 und Binnenkörper und der eben geschilderten Zone, Fig. 53—55, so erhält man etwa den gleichen Wert, d. h. die beiden so verschieden gebauten Zonen um den Binnenkörper entsprechen einander. Offenbar ist auch im ruhenden Kern (Fig. 52) das achromatische Netzwerk vorhanden und wird nur durch die Kügelchen verdeckt. Erst wenn deren Substanz darauf abgeflossen ist, tritt es deutlich hervor. Der Kernsaftraum um den Binnenkörper bleibt erhalten.

Die weitere Auflockerung des Binnenkörpers und die Art, wie mit Hilfe des Plastins die Chromatinbestandteile in den Kernsaftraum transportiert werden, zeigen besonders instruktiv Fig. 54 u. 55. Der Prozeß geht auf folgende Weise vor sich: die peripheren Vacuolen des Binnenkörpers blähen sich stark auf und tragen das in ihren Wänden suspendierte Chromatin in den Kernsaftraum hinaus. Allmählich wird in gleicher Weise das gesamte Chromatin an die Oberfläche des Binnenkörpers befördert, der kompakte Teil im Innern nimmt entsprechend ab, wie aus Fig. 54 u. 55 ersichtlich ist. Schließlich sieht der Binnenkörper so aus wie in Fig. 56: eine zentrale, etwas verbeulte Kugel aus achromatischer Substanz wird von einem Netz feiner achromatischer Fäden mit eingelagertem Chromatin umsponnen. Später verschwindet auch das Netz, nur die Chromatinbrocken, die durch achromatische Brücken verbunden sind, bleiben zurück (Fig. 57). In demselben Präparat ist das Chromatin schon in einer Ebene angeordnet und stellt die erste Anlage der Äquatorialplatte vor. Der achromatische zentrale Körper macht den Eindruck einer nur schwach gewölbten Platte.

Nun beginnt die eigentliche Kernteilung, d. h. die nach zwei entgegengesetzten Polen gerichtete Bewegung, die die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Tochterkerne bezweckt. Die Kernteilung wird allein durch das Wachstum des Achromatins bedingt. Die zentrale Platte, wie sie in Fig. 57 vorlag, wölbt sich stärker und wird zu einem linsenförmigen Gebilde (Fig. 60); das Chromatin nimmt zum größten Teil die Äquatorialzone ein. Fig. 58 gibt ein entsprechendes Stadium wieder; nur ist das Achromatin etwas unregelmäßig angeordnet. Etwas weiter ist Fig. 59; die Spindel ist schon fast fertiggestellt, aber das Chromatin ist noch ziemlich regellos darauf verstreut, links bildet es eine Art Polplatte, rechts rücken die einzelnen Brocken nach dem Äquator zusammen, um sich an die deutlich hervortretende Platte

anzusetzen. Ein derartiges Verhalten des Chromatins findet sich jedoch nur ganz ausnahmsweise; ich traf es nur in dem in Fig. 59 abgebildeten Präparat. In der Regel ist die Äquatorialplatte gleich von Anfang an ziemlich deutlich markiert (Fig. 57 - 60).[1])

Der Außenkern nimmt schon in Fig. 57, deutlicher aber von Fig. 58 ab die Gestalt eines Ellipsoids an; die Waben konnte ich noch in Fig. 59 erkennen, von da ab war es mir unmöglich, in den Kappen, die der Spindel aufsitzen, eine Struktur wahrzunehmen.

Die fertige Spindel mit der Äquatorialplatte zeigt Fig. 62. Die Spindel ist kurz, tonnenförmig und zeigt breite, schwach färbbare Spindelfasern, die sich gewöhnlich an den Polen etwas stärker tingieren. Die ganze Spindel liegt im Außenkern eingebettet, der stumpfe Kegel über ihr bildet. Lange Zeit gelang es mir nicht, die Spindelfasern darzustellen, im günstigsten Falle erhielt ich Bilder wie Fig. 63. Erst als ich geringer differenzierte, traten die Spindeln in der Weise hervor, wie sie in Fig. 62 u. 64—67 gezeichnet sind.

Die Zahl der Chromosomen festzustellen war mir nicht möglich, obgleich ich jedes der Stadien sehr oft gesehen habe. Man findet nie eine fertige Äquatorialplatte in Polansicht; dagegen kamen mir einige schräg liegende zu Gesicht (Fig. 61). Das Chromatin war dann stets in sehr feiner Form über die ganze Platte verteilt; die Spindel schien mir noch nicht ganz ausgebildet zu sein. Es handelt sich vermutlich um ein Vorstadium der Äquatorialplatte, in der typischen sind die Chromosomen viel größer. Die fertige Äquatorialplatte steht immer fast genau senkrecht auf der Ebene der Unterlage, die lange Achse der Spindel läuft daher parallel zu ihr. Wahrscheinlich ist diese bestimmte Orientierung eine thigmotaktische Erscheinung. Das Bestreben der Amöbe, sich an der Unterlage anzuschmiegen, wird stets zu einer geringen Abplattung der Kugelgestalt ihres Körpers führen. Wenn sich also die Spindel parallel zur Unterlage einstellt, so ist sie damit parallel zur größten Achse des Amöbenkörpers orientiert. Wir sehen daher die Spindel die gleiche Lage einnehmen wie die Furchungspindel im abgeplatteten Ei, ein Verhalten, das O. Hertwig (1884) entdeckte („Hertwig'sche Regel"), das dann später von H. E. Ziegler (1894) bestätigt wurde und für das zuletzt Boveri (1910a u. b) am *Ascaris*-Ei neue Beweise gab. Besonders instruktiv ist dabei die Richtungsänderung

[1]) Ich kann mich nur auf fixierte Präparate beziehen, da am lebenden Tier die Genese der Spindel nicht zu verfolgen ist. Alle Versuche, durch intravitale Färbung den Kern in den zur Teilung abgekugelten Tieren sichtbar zu machen, mißlangen.

der entstehenden Spindel im normalen *Ascaris*-Ei (Boveri 1910a). Die Verbindungslinie der Centrosomen steht zunächst senkrecht auf der Eiachse, weil das Ei vorübergehend eine Streckung in dieser Richtung erfährt. Erst mit Rückkehr des Eies zur Kugelgestalt dreht sich die Spindel, um endlich in ihre normale Lage, parallel zur Eiachse, zu gelangen.

Die Chromosomen werden gespalten (Fig. 63); an einzelnen sieht man noch die hantelförmige Durchschnürung. Sie rücken auseinander, wobei zunächst noch die Enden der Spindel an den Polen über die Tochterplatten hinausstoßen (Fig. 64 u. 65). In Fig. 64 konnte ich deutlich sechs Spindelfasern zählen, auf jeder je einen Chromatinbrocken, so daß in diesem Stadium anscheinend zwölf Chromosomen vorhanden sind, da ja den vorderen Fasern ebenso viele hintere entsprechen dürften. Jedenfalls scheint zwölf die geringste Zahl der Chromatinelemente zu sein. Die Spindelfasern der Fig. 64 stellen breite Bänder dar, die bei starker Vergrößerung sich in einzelne hintereinandergereihte Rechtecke auflösen ließen und durch feine Querbrücken verbunden waren. Die Erklärung hierfür gibt Fig. 65; das Bild der Spindel ist deshalb so deutlich, weil die Amöbe sich ganz flach ausgebreitet hatte. Man sieht, daß parallel gestellte Wabenreihen den Eindruck einer „Faserung" hervorrufen. Die einzelnen Rechtecke der Fig. 64 sind daher als die noch nicht stark gedehnten Waben der Fig. 65 aufzufassen. Die Chromatinbrocken beginnen auf dem Stadium Fig. 65 miteinander zu verkleben und in Fig. 66 sieht man schon einen kompakten Ring vor sich. Dieser rückt nun ans Ende der Spindel hinaus. Damit hat auch die Spindel ihre Rolle ausgespielt, denn von nun an werden die Fasern undeutlicher. In Fig. 66 erkennt man besonders an dem einen Ende noch den Aufbau aus parallelen Wabenreihen, in Fig. 67 sind nur noch Bruchstücke der Fasern erhalten, die anscheinend nach den Tochterkernen zurückgezogen werden. Von Fig. 68 ab ist überhaupt nichts mehr von der Spindel nachzuweisen. Der Chromatinring kann entweder ganz geschlossen sein, wie in den Fig. 66 u. 67, oder er kann an einer Stelle eine Unterbrechung besitzen; doch scheint mir das zuerst angeführte Verhalten die Regel zu sein. Gewöhnlich wird er auf den späteren Stadien durch die ansitzenden Spindelfasern mehr oder weniger verzerrt, und zwar treten dabei meist an Sechsecke erinnernde Formen auf (Fig. 67). Es scheint demnach, als ob jedesmal zwei Chromatinbrocken besonders fest sich miteinander verbänden (vgl. auch Fig. 66 rechts). Im weiteren Verlauf der Teilung zerfällt der Ring wieder in einzelne

Brocken, wobei man, wie in Fig. 68, oft noch die Ringform angedeutet sieht in der Plastingrundlage, die die einzelnen Chromatinbestandteile verkittet.

Ich muß jetzt etwas zurückgreifen, um das Schicksal des Außenkerns nachzuholen. Wir sahen in Fig. 62 die Spindel vollkommen darin eingelagert, und so finden wir sie auch noch, wenn schon die Tochterplatten ziemlich an ihren Endpunkten angelangt sind (Fig. 64). Doch nun tritt eine bemerkenswerte Änderung ein, die Fig. 65 veranschaulicht. Während bisher die Enden zugespitzt waren, runden sie sich jetzt ab, die Kappen nehmen die Gestalt von Ovalen an, deren Längsachsen senkrecht zur Längsachse der Spindel stehen; sie umranden jetzt schon den Raum für die späteren Tochterkerne. Tatsächlich ist auch die Kernteilung mit dem Momente beendet, wo die Chromatinringe die Spindelenden erreicht haben. Von diesem Zeitpunkt an liegen sie schon in der neugebildeten Kernsaftvacuole (Fig. 66—68). In dieser tritt schließlich ein zartes Reticulum auf, eine Membran umschließt sie (Fig. 69—72) und so findet man die Tochterkerne noch, wenn sich der Zelleib schon geteilt hat (Fig. 73).

Das Verhalten des Plasmakörpers bietet bei der vorliegenden Amöbe insofern eine Besonderheit, als sich das Tier schon in den Prophasen der Kernteilung (Fig. 53—60) abkugelt, während alle anderen Amöben, die ich untersuchte, das erst auf einem ziemlich vorgeschrittenen Stadium tun, gewöhnlich in der Anaphase. Die Kugelform bleibt erhalten, bis die Chromatinringe die Spindelpole erreicht haben, d. h. bis die Tochterkerne gebildet sind. Nun erst erfolgt die Streckung zu einem Ellipsoid (Fig. 66), dessen Längsseiten werden eingebuchtet (Fig. 67 u. 68) und die Teilungsfurche schneidet allmählich durch (Fig. 69). Die letzten Teilungsschnitte sind direkt charakteristisch für die Amöbe. Es bleibt zunächst eine ziemlich breite zylindrische Brücke zwischen den Tochtertieren erhalten (Fig. 70). Das Ectoplasma, das anfangs in dünner Schicht um die ganze Amöbe herumgelagert war (Fig. 53—66), tritt schon auf Fig. 67 fast ausschließlich an die Polenden (eine sehr dünne Schicht ist selbstverständlich auch an den Längsseiten vorhanden!). Es befestigt sich in Fig. 70 an der Unterlage und zieht die Teilstücke auseinander. Dadurch wird die Protoplasmabrücke ziemlich lang ausgezogen (Fig. 71) und endlich verbindet die beiden Tochterindividuen nur noch ein dünner Faden des zäheren Ectoplasmas (Fig. 72). Sobald er zerrissen ist, kriechen die Amöben unter der charakteristischen Pseudopodienbildung auseinander. (In Fig. 73 ist die Entfernung in Wirklichkeit fast dreimal so groß!) Fig. 12 zeigt

besonders deutlich die beiden Phasen, die man bei der Teilung des Plasmakörpers unterscheiden muß: die „Durchschnürung“ (10^{50}—10^{56}), die ohne Entwicklung von Pseudopodien vor sich geht, und die „Trennung“ (10^{57}—11^{0}), die durch amöboide Bewegung erfolgt (vgl. auch S. 135).

Die Rekonstruktion der Tochterkerne geht in den schon getrennten Tieren vor sich. Die Fig. 74—77 erläutern sie. Und zwar sind stets die Kerne der beiden durch die Teilung entstandenen Amöben gezeichnet, um zu zeigen, wie die Prozesse trotz der gleichen Zeit leichte Unregelmäßigkeiten aufweisen. Bisher bestand der Kern aus einer größeren Zahl von Chromatinbrocken, die einem Reticulum aufgelagert waren. Sehr oft zählte ich dabei zwölf, besonders schön in Fig. 73, wo beide Tochtertiere deutlich zwölf Chromatinelemente zeigen. Sollten hier die zwölf Chromosomen der Tochterplatten noch einmal hervortreten?

Diese Chromatinelemente schwellen nun an und fließen allmählich zu immer größeren Kugeln zusammen, bis zuletzt ein einheitlicher Binnenkörper entstanden ist, wie das die Fig. 74—77 veranschaulichen. Zu gleicher Zeit kontrahieren sich anscheinend die Maschen des Netzwerks und der Außenkern ist wieder von schwach färbbaren Kugeln erfüllt. Damit ist die Teilung beendet.

Überblicken wir den ganzen Vorgang, so finden wir, daß bei der *A. lamellipodia* alles Chromatin im Binnenkörper vereinigt ist und daß infolge der Verteilung durch Chromosomenspaltung jedes Tochtertier genau die Hälfte des mütterlichen Chromatins erhält.

Die große Ähnlichkeit der Kernteilung von *A. lamellipodia* mit der bei freilebenden Actinosphärien (Hertwig 1898) fällt sofort auf. Hier wie dort beginnt der Prozeß mit einer Lockerung des Binnenkörpers, die mit seiner vollkommenen Auflösung endet. Dann erfolgt das allmähliche Zusammenrücken des Chromatins zur Bildung der Äquatorialplatte. Später verklebt das Chromatin in den Tochterplatten bei der *A. lamellipodia* zu einem kompakten Ring, beim *Actinosphaerium* zu einer zusammenhängenden gewölbten Platte. In beiden Fällen wird das Zusammenfließen benachbarter Chromosomen durch die verbindenden Plastinbrücken begünstigt (Fig. 65), außerdem durch die Verschmälerung der Spindel (vgl. Fig. 64 u. 65 mit 66 u. 67). Durch erneute Lockerung der vereinigten Chromosomen entstehen die Tochterkerne.

Die Spindelfasern werden in beiden Fällen durch parallel gestellte Wabenreihen vorgetäuscht.

Der Hauptunterschied fällt bei oberflächlicher Betrachtung freilich nicht in die Augen: die verschiedene Abkunft der kegelförmigen Gebilde, die der tonnenförmigen Spindel aufsitzen. Beim *Actinosphaerium* entstammen sie dem Protoplasma, bei der *A. lamellipodia* dem Außenkern, sie entsprechen somit den Polplatten des *Actinosphaeriums*.

Der Vergleich beider Mitosen zeigt außerdem, daß die Fig. 66 u. 67 tatsächlich den Eintritt in die Telophase darstellen. Das Auseinanderweichen der Kerne nach diesen Stadien erfolgt passiv durch die jetzt einsetzende Dehnung des Protoplasmas.

Verwandt mit dem in Rede stehenden Teilungsmodus ist zweifellos auch die Kernteilung von *Trichosphaerium sieboldi* nach den Untersuchungen Schaudinn's (1899).

Wenden wir uns jetzt den wenigen Arbeiten zu, die sich mit der Kernteilung von Amöben befassen, so finden wir den gleichen Typus bei der *Amoeba binucleata* (Schaudinn 1895). Zunächst wird das Chromatin gleichmäßig durch das Kerninnere verteilt. Dabei stellte Schaudinn feine Fäden fest, die nach seiner Meinung als Leitbahnen für die Verteilung des Chromatins dienen. In etwas anderer Weise erfolgt bei *A. lamellipodia* die Trennung von Chromatin und achromatischer Substanz (s. oben S. 59). Die Chromatinkörnchen rücken zur Äquatorialplatte zusammen. Dabei gibt Schaudinn an, daß „die Chromosomen deutlich zweiteilig geworden sind: die Tochterchromosome sind also bereits vor der Anordnung zur Äquatorialplatte ausgebildet". Dasselbe soll für die Chromosomen der encystierten Actinosphärien zutreffen. Das letzte hat schon Hertwig (1898) als irrig nachgewiesen. Ich kann es jetzt nach meinen Befunden zum mindesten wahrscheinlich machen, daß die Spaltung der Chromosomen auch bei *A. binucleata* erst in der Äquatorialplatte erfolgt und daß Schaudinn's Fig. 9 in dieser Hinsicht meiner Fig. 63 entspricht. Ich habe so viele Äquatorialplatten zu Gesicht bekommen, daß mir eine Zweiteiligkeit der Chromosomen sicher hätte auffallen müssen. Den weiteren Verlauf der Teilung hat Schaudinn nur am Leben beobachtet. Er bildet in Fig. 3 eine Anaphase ab, die meinen Fig. 64 u. 65 entsprechen dürfte. Weiter sagt er: „Nun erfolgte die Durchschnürung der beiden Kernhälften, worauf die Tochterkerne feinkörnig wurden." Es scheint also hier die Verschmelzung in der späten Anaphase, wie sie meine Fig. 66 u. 67 zeigen, wegzufallen und die Chromosomen gleich in der Weise in die Tochterkerne überzugehen, wie es aus meinen Fig. 68—73 ersichtlich ist. Nimmt man dann an, daß die Rekonstruktion der

Tochterkerne etwa auf dem Stadium der Fig. 74, 75 oder 76 stehen bleibt, so ergeben sich die verschiedenen Formen der Chromatinkörper im ruhenden Kern der *A. binucleata*. Von der Spindel sagt Schaudinn: „Achromatische Fäden waren auf diesem Stadium (Tochterplatten, Anm.) ebensowenig zu erkennen wie vorher" (Äquatorialplatte, Anm.). Anscheinend handelt es sich hier um die gleiche schlechte Färbbarkeit, die ich schon von *A. lamellipodia* schilderte.

Die Teilung von *A. proteus* ähnelt nach Awerinzew (1906) der von *Actinosphaerium*. Sie beginnt mit einer Verteilung des Chromatins im Kern in Form kleinster Partikeln. Der Kern plattet sich ab, an beiden Polen erscheinen Anhäufungen von Achromatin, die den Polplatten zu vergleichen sind, nur ist an ihrer Bildung bei *A. proteus* auch Chromatin beteiligt, das sich in kleinen Brocken unter der Kernmembran ansammelt. Diese fehlen bei *A. lamellipodia*. Die Chromatinpartikeln ordnen sich darauf in Reihen an und rücken zu einer Äquatorialplatte mit einer großen Zahl von Chromosomen zusammen. Jedes Chromosom teilt sich genau wie bei *A. lamellipodia*, aber während dort in der Anaphase eine Verschmelzung und Bildung von Chromatinringen ähnlich den Platten des *Actinosphaerium* erfolgt, soll bei *A. proteus* das Umgekehrte stattfinden: beim Auseinanderweichen sollen die Chromosomen ihre Selbständigkeit verlieren, indem sie sich in immer kleinere Teile auflösen. Mir ist das recht unwahrscheinlich. Ich neige zu der Annahme, daß der Fehler in der Seriierung liegt und daß Awerinzew fälschlich ein Stadium aus der Prophase als Anaphase deutet.

Der Kern soll sich in die Länge strecken und rasch teilen. Dabei sollen die Polplatten verschwinden und sich mit dem übrigen Kern vereinigen. Von all diesen Vorgängen gibt Awerinzew keine Abbildungen, seine letzte Figur stellt zwei soeben geteilte Tochterplatten dar und entspricht etwa meiner Fig. 63. Man wird also warten müssen, bis er das Fehlende nachgeholt hat, ehe man ein Urteil darüber abgibt. Einstweilen scheint es mir, als ob er von diesen letzten Stadien gar keine Präparate besäße, sondern das Ende der Teilung nur im lebenden Zustande beobachtet hätte. Wenigstens deutet darauf die Kürze hin, mit der er diese letzten Teilungsschnitte gegenüber den ersten beschreibt. Ganz dunkel aber drückt er sich in seiner vorläufigen Mitteilung (1904) darüber aus, indem er sagt, daß das „Auseinandertreten der Tochterchromosomen ... auf dem Wege aufeinanderfolgender Verwandlungen zur Bildung ruhender Tochterkerne führt".

Ich glaube jetzt auch die Kernteilung von *A. vespertilio*, die

Doflein (1907) nur teilweise schilderte, in den fehlenden Punkten ergänzen zu können. Von der Ähnlichkeit im Bau des ruhenden Kernes mit dem der *A. lamellipodia* habe ich mich selbst an Präparaten von Herrn Prof. Doflein überzeugen können. Ebenso sprach ich schon oben S. 57 von der Übereinstimmung im Habitus der beiden Tiere.

Die nicht beobachtete Vorbereitung der Spindelbildung erfolgt wahrscheinlich, ähnlich wie in meinen Fig. 53—58, durch Auflösung des Binnenkörpers. Das Stadium, das Doflein in Fig. 44 abbildet, ist dann wohl richtiger als Rekonstruktion des Tochterkernes zu deuten, ähnlich meiner Fig. 74. Auch die geringe Größe des Tieres weist darauf hin. In Fig. 49 ist der stark gefärbte Körper (*Nuk*) richtiger aus dem Kern zu streichen. Doflein ist ja selbst schwankend, ob er „innerhalb der Kernmembran . . . oder außerhalb im Zellplasma" liegt. Wenn man seine Fig. 48 meiner Fig. 59 gleichsetzt, dann findet auch die „ringförmig angeordnete Anzahl stark färbbarer Partikelchen" ihre Erklärung. Es handelt sich vermutlich nicht um eine Spindel im Stadium der Tochterplatten, sondern um eine Prophase, und zwar um die zur Äquatorialplatte zusammenrückenden Chromosomen, wobei die Vereinigung unten weiter vorgeschritten ist als oben. In ähnlicher Weise ist in meiner Fig. 59 die Entfernung der Chromatinkörnchen von der Äquatorialplatte links größer als rechts. Ich glaube, daß diese Deutung der Prophasen mehr Wahrscheinlichkeit hat als Nägler's herauskonstruierte Centriolen. Die Ringbildung in der Anaphase der Kernteilung von *A. vespertilio* (Fig. 50 u. 4) entspricht den ganz ähnlichen Bildungen in meinen Fig. 66 u. 67. Die Telophase schildert Doflein in folgender Weise: „Aus den Tochterplatten beginnen sich die Binnenkörper wieder aufzubauen. Sie werden bläschenförmig, wobei das Chromatin in Form von einzelnen Körnern (ob die Chromosomen?) an den Wänden des Bläschens angelagert ist." Den gleichen Vorgang habe ich oben an der Hand der Fig. 68—73 geschildert und zugleich auf die auffallende Übereinstimmung in der Zahl der Chromatinelemente hingewiesen. Nach Doflein erfolgt die Rekonstruktion der Tochterkerne während der Plasmateilung, außerdem bemerkt er: „Doch kommt es vor, daß in schon voneinander getrennten Individuen die Binnenkörper noch bläschenförmig sind und randständiges Chromatin aufweisen." Wenn man sich an das schon angeführte, in Fig. 44 abgebildete Stadium erinnert, so bekommt man den Eindruck, daß Doflein die tatsächliche Rekonstruktion der Tochterkerne entgangen ist. Sie wird offenbar auch hier erst in den schon getrennten Tieren

erfolgen, und zwar in der Weise, wie es meine Fig. 74—77 darstellen. Die Sonderung des Außenchromatins vom Binnenkörperchromatin ist bei *A. vespertilio* nur im Anfang und am Ende der Teilung deutlich. Ich neige der Annahme zu, daß wir es hier im Außenkern ebenfalls nicht mit Chromatin zu tun haben, sondern mit der gleichen Substanz wie bei *A. lamellipodia*. In der Anaphase umfaßt nach Doflein „die äußere Substanz der Spindel deren zentrale Bestandteile wie ein weiter Mantel". Es scheint demnach nicht zu so ausgesprochenen kegelförmigen Bildungen zu kommen, wie ich sie beobachtete. Später freilich ist die Ähnlichkeit mit der *A. lamellipodia* wieder größer.

Ich möchte in diesem Zusammenhange noch die Teilung einer Mastigamöbe, *Mastigella vitrea* (Goldschmidt 1907) besprechen, da sich bei ihr starke Anklänge an die besprochenen Fälle finden. Goldschmidt hat nur zwei Spindelstadien beobachtet, die sich jedoch ganz gut mit den Bildern des *A. lamellipodia* vergleichen lassen. Da bei Beginn der Teilung die gesamte färbbare Substanz im Zentrum konzentriert ist (Fig. 34), hat man es de facto mit einem Kern zu tun, dem das Außenchromatin fehlt. Mithin enthält die Äquatorialplatte in Fig. 35 sämtliches Chromatin. Ihrer Entstehung geht vermutlich ein Zerfall des Binnenkörpers voraus, ähnlich wie in meinen Fig. 53—60. Dann folgen die Tochterplatten in der Weise, wie es meine Fig. 63—65 zeigen. Die Anaphase, die Goldschmidt in Fig. 36 abbildet, besitzt die gleiche Anordnung des Chromatins wie die entsprechenden Stadien bei *Actinosphaerium*, bei der *A. vespertilio* und *A. lamellipodia*. Da wir dort wissen, daß darin das gesamte Chromatin des Binnenkörpers (und überhaupt des Kernes!) vereinigt ist, so wird es bei den beiden bohnenförmigen Körpern hier ebenfalls zutreffen. Nun sagt Goldschmidt: „Außerdem sind aber an dem Verlauf der Spindel noch chromatische Stränge eingeordnet, die chromosomenartig aussehen. Ich bedaure ganz besonders, nicht weitere Teilungsstadien haben auffinden zu können, weil dieses Bild in so außerordentlicher Weise an die Spindeln erinnert, die Vahlkampf (1904) von *Amoeba limax* abbildet." Ich bin überzeugt, daß wir es bei diesen Bildungen nicht mit Chromatin zu tun haben. Einmal weist darauf ihre schwächere Färbbarkeit hin, ferner die oben angeführten Beobachtungen über die Entstehung der Äquatorialplatte und ihre Umbildung zu den Tochterplatten bei *Actinosphaerium eichhorni* und *Amoeba lamellipodia*. Schließlich braucht man nur die entsprechenden Stadien bei der *Amoeba limax* und den übrigen erst später bekannt gewordenen Formen zu betrachten, um die Unter-

schiede deutlich zu erkennen, die zwischen den bei der *Mastigella* vorliegenden „chromatischen Strängen" und dem Chromatin innerhalb der Spindel dort bestehen. Während bei den *Limax*-Amöben trotz der vorhandenen Unregelmäßigkeiten die Symmetrie des Zwischenkörpers deutlich hervortritt, sind die Elemente bei der *Mastigella* regellos über die ganze Spindel verbreitet. Meiner Meinung nach sind die „chromatischen Stränge" nichts anderes als die bei der Auflösung der Spindel so oft verschmelzenden und zu band- und stabförmigen Bildungen verklebenden Spindelfasern. Wie ich bei *A. lamellipodia* gezeigt habe (Fig. 67), erfolgt im Stadium der ringförmigen Tochterplatten die Auflösung der Spindel; auch die Fig. 36 bei Goldschmidt deutet darauf hin, vor allem rechts unten sind zwei etwas verbreiterte Spindelfasern, die später die gleiche bandförmige Gestalt hätten annehmen können. Von der starken Färbbarkeit der achromatischen Fasern während und nach ihrer Verschmelzung habe ich mich bei *Amoeba platypodia* selbst überzeugen können (vgl. Fig. 88–90). Es liegt also wohl kein Grund vor, schon in der vegetativen Teilung der *Mastigella* ein Sichtbarwerden des Dualismus der Kernsubstanzen zu vermuten. Hier ist noch nachzutragen, daß das Ende der Teilung bei der *Mastigella* wahrscheinlich ähnlich verläuft wie bei der *Amoeba lamellipodia*. Mit der von Goldschmidt beschriebenen „Archoplasmamasse", die die Tochterkerne nach ihrer Rekonstruktion verbindet, weiß ich ebensowenig anzufangen, wie er selbst. Ich vermute aber, daß sie nichts mit der Teilung zu tun hat.

Im Enddarm von Mäusen fand Wenyon (1907) Cysten einer Amöbe, die mit der *Entamoeba muris* nicht identisch war und die er als *Amoeba* sp. bezeichnet. Ihre Kernteilung ähnelt in vieler Hinsicht der von *Amoeba lamellipodia*. Die Äquatorialplatte entsteht durch Zerfall des Binnenkörpers in kleinere Granula, die Spindel ist ebenfalls tonnenförmig und die Chromosomen der Tochterplatten verkleben in der späten Anaphase miteinander. In der Telophase finden sich dann wieder einzelne Chromatinkörnchen, aus deren Vereinigung der ruhende Binnenkörper hervorgeht. In der Anaphase verschmelzen die Spindelfasern zu einem einzigen Faden. Es bleibt deshalb auch für die *Mastigella* die Frage offen, ob bei ihr möglicherweise derselbe Vorgang sich findet.

Endlich läßt sich an dieser Stelle noch am ungezwungensten die Kernteilung von *Entamoeba buccalis* (Prowazek 1904, Leyden und Loewenthal 1905) anfügen, die in einer Mitose des Binnenkörpers unter amitotischer Teilung des Außenchromatins besteht.

d) *Amoeba platypodia* n. sp.

(Taf. 8.)

Die Amöbe, der ich mich jetzt zuwende, stammt ebenfalls aus dem mehrfach angeführten Weiher in Possenhofen am Starnbergersee. Ich hatte sie nach langem Schwanken mit *Amoeba guttula* Duj. identifiziert, bin aber doch wieder davon abgekommen, da auch Herr Geheimrat Hertwig die gleichen Bedenken äußerte, die ich anfangs gegen die Identifizierung hatte.

Die Größe der *Amoeba guttula* wird — mit Ausnahme von Celli und Fiocca (2—4 μ) — auf 30—35 μ angegeben. Die vorliegende Amöbe mißt höchstens 25 μ. Nun könnte man meinen, daß auch *Amoeba guttula* in verschiedenen Varietäten vertreten sei, ähnlich den Varietäten der *Amoeba limax* und *vespertilio*. Und diese Anschauung vertritt auch Penard (1902) wenn er sagt: „Il est fort probable . . . que comme l'Amoeba limax elle représente plutôt un groupe qu'une seule espèce bien caractérisée." Ich möchte daher dem Größenunterschied keine ausschlaggebende Bedeutung beimessen.

Ich beschreibe die vorliegende Amöbe trotz ihrer vielfachen Übereinstimmung mit *Amoeba guttula* als neue Art, weil ihre sehr charakteristische Gestalt, die hauptsächlich durch die mächtige Ausbildung des Ectoplasmas bedingt wird, sich nicht mit den Bildern, die wir von *Amoeba guttula* besitzen, in Einklang bringen läßt.

Ich gebe zunächst zum Vergleiche die Diagnose, die Dujardin (1841) für *Amoeba guttula* aufgestellt hat: „Longue de 0,03 à 0,05. Diaphane, orbiculaire ou ovale, non lobée, glissant sur le verre dans une direction rectiligne, et contenant des granules très distincts. Je signale cette espèce comme l'une de celles qu'on rencontre le plus souvent, et qui cependant doit échapper le plus aisément à l'oeil de l'observateur en raison de la transparence, de la simplicité de sa forme et de la lenteur de ses mouvements."

Die von mir als *Amoeba platypodia* bezeichnete Amöbe (Fig. 9 u. 10) besitzt ebenfalls ein sehr durchsichtiges Plasma. Ecto- und Entoplasma sind deutlich geschieden, das Ectoplasma ist stark ausgebildet und sein Hauptteil dem Vorderende als breites Pseudopodium vorgelagert. Nur bei Änderungen in der Bewegungsrichtung kann ausnahmsweise seitlich ein zweites Pseudopodium dazu kommen. Diese mächtige Ausbildung des Ectoplasmas, das oft halb so groß

ist wie das ganze Tier, möchte ich als besonders charakteristisch für *Amoeba platypodia* bezeichnen.

Gerade das konnte ich aber weder in der Abbildung von *Amoeba guttula* bei Cash and Hopkinson (1905) noch bei Penard (1902) finden, nur in Fig. 2 hat Penard ein etwas größeres Pseudopodium gezeichnet. Das Entoplasma ist von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt und zeigt eine größere Anzahl von meist ansehnlichen Vacuolen (Flüssigkeits- und Nahrungsvacuolen). Dazu kommt eine sehr große kontraktile Vacuole, die gewöhnlich im Hinterende liegt, bei der Bewegung jedoch manchmal an den Vorderrand des Entoplasmas verlagert werden kann. Ihre Pulsationsdauer beträgt etwa 20 Sekunden. Der Kern ist deutlich sichtbar, man erkennt im Innern den großen ovalen Binnenkörper, der von einer hellen Kernsaftzone umgeben ist. Eine Kernmembran war nicht festzustellen, wenn auch die Begrenzung des Kernsaftraums gegen das Entoplasma recht scharf war. Gewöhnlich liegt der Kern an der Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma im Vorderende des Tieres, doch kann er wie die kontraktile Vacuole durch den Entoplasmastrom ebenfalls an andere Stellen geführt werden. Bei lebhafter Bewegung nimmt die Amöbe die Gestalt eines Dreiecks an (Fig. 9 u. 80), die vordere Begrenzung des breiten Pseudopodiums ist leicht geschlängelt, da es nicht gleichmäßig in seiner ganzen Ausdehnung vorwärtsfließt, sondern immer eine Partie nach der andern, bald hier, bald da, sich vorbuchtet. Jedoch sind diese Ansätze zu einer Pseudopodienbildung bei weitem nicht so entwickelt wie bei *Amoeba tachypodia*. Die Bewegung selbst ist langsam, sie kommt bisweilen ganz zum Stillstand und das Tier fließt breit fächerförmig auseinander (Fig. 10). Dann erfolgt gewöhnlich wie auch bei *Amoeba lamellipodia* eine Änderung in der Bewegungsrichtung. Wird, was auch vorkommt, die Richtung vollkommen umgekehrt, dann bemerkt man bisweilen, wie sich das Ectoplasma am ehemaligen Vorderende in Falten legt. Es ist mir danach wahrscheinlich, daß *Amoeba platypodia* eine dünne Pellicula besitzt, darauf weist auch ihre geringe Beweglichkeit hin, die in vieler Beziehung an die der *Amoeba verrucosa* erinnert. Außer der dreieckigen Form können die Tiere natürlich auch eine mehr rundliche oder ovale Gestalt annehmen, die als typisch für *Amoeba guttula* angegeben wird (Fig. 82 u. 84) oder sie können sich auch ziemlich lang ausstrecken wie in Fig. 87. Schutzcysten bildet die Amöbe nicht, Fortpflanzungscysten habe ich nie zu Gesicht bekommen. Die Größe beträgt: Länge 13—25 μ, Breite 8—13 μ; in abgekugeltem Zustande, während der Teilung, durchschnittlich 12 μ.

Im fixierten und gefärbten Präparat weist das Entoplasma ein sehr charakteristisches Gepräge auf: es findet sich immer eine geringe Menge recht ansehnlicher Vacuolen und die dazwischen liegenden Protoplasmastränge sind von stark färbbaren Körperchen erfüllt. Das Ectoplasma besitzt eine zierliche Wabenstruktur. Im Kernsaftraum ist Außenchromatin nicht nachweisbar (Fig. 80). Der Binnenkörper besteht aus Chromatin, Plastin und achromatischer Substanz, die im ruhenden Kern für gewöhnlich innig miteinander vereint sind; manchmal aber findet man auch da schon eine Sonderung in zwei Teile, die durch ihre Färbbarkeit scharf unterschieden sind. Solche Kerne sind in Fig. 80a—f abgebildet.

Die Kernteilung verläuft in den Grundzügen wie die der *Amoeba lamellipodia*; nur lassen sich hier wegen der geringen Größe die Einzelheiten in den Anfangsstadien nicht so genau feststellen. Man findet zunächst an Stelle eines regelmäßig abgerundeten Binnenkörpers ein unregelmäßiges Gebilde, das sich bei stärkerer Vergrößerung in einen Haufen kleiner Körnchen auflöst (Fig. 81). Durch fortschreitende Lockerung erfolgt eine deutlich sichtbare Vergrößerung des Binnenkörpers; zugleich erkennt man die einzelnen Elemente klarer: Chromatinkügelchen, die in einer schwächer färbbaren Substanz liegen (Fig. 82). Das nächste Stadium stellt dann eine Spindel dar, die stets die kurze Achse des ovalen Kernraumes durchsetzt. Die Spindelfasern sind sehr zart, die Pole abgestumpft (Fig. 83—85). Das Chromation ist in zwei Portionen verteilt: die eine bildet eine Äquatorialplatte, die andere liegt der Begrenzung des Kernsaftraumes im Umkreis der Spindelpole an. Diese plattenartigen „Polkörper", wie man sie wohl nennen muß, beschränken sich also nicht auf die Breite der Spindelpole, sondern greifen gewöhnlich etwas über sie hinaus (Fig. 83 u. 84). Die Äquatorialplatte spaltet sich in zwei Tochterplatten, die den Spindelpolen zustreben (Fig. 84 u. 85). Dabei streckt sich auch der Kernsaftraum in dieser Richtung aus, so daß von nun ab die Spindel in seiner Längsachse zu liegen scheint (vgl. den Unterschied zwischen den Fig. 84 u. 85!). Wenn die Tochterplatten am Ende der Spindel angelangt sind, haben sich infolge dieser Streckung die Polkörper von der Kerngrenze entfernt und umgeben jetzt bogenförmig die Spindelpole (Fig. 86 u. 87). Die Zahl der Chromosomen scheint 8—10 zu betragen; Genaueres war darüber nicht zu ermitteln.

Bisweilen können die einzelnen Körnchen der Polkörper teilweise miteinander verkleben wie es Fig. 83 zeigt. Am späteren Verlauf der Teilung verklumpen alle zu einem Körper und zwar

früher als es die Chromosomen tun (Fig. 87). Es wird dann ein Centriol vorgetäuscht — aber ich möchte nochmals bemerken, daß das normale Verhalten der Polkörper so ist, wie es Fig. 84 wiedergibt; ich konnte das an einer großen Zahl derartiger Stadien feststellen.

Das Aussehen des Kernes während der nächsten Phase der Teilung ist charakteristisch für die Amöbe. Die Tochterplatten haben sich mit dem Polkörperchromatin zu einem kompakten Körper vereinigt, der einer sich öffnenden Blütenknospe einigermaßen ähnelt (Fig. 88). Es sind zwei nach innen gewandte Kalotten, deren Ränder in Zipfel ausgezogen sind. Die Spindelfasern beginnen zu verkleben, um endlich, wie in Fig. 89, einen stärker färbbaren Strang darzustellen. An dessen Enden sitzen die Tochterplatten als ausgehöhlte Halbkugeln, deren Höhlungen nach innen gerichtet sind. Die zipfelförmigen Fortsätze sind gewöhnlich verschwunden (links sind noch zwei kurze Stummel vorhanden). Der aus den Spindelfasern hervorgegangene Verbindungsfaden braucht durchaus nicht so gestreckt zu verlaufen wie in Fig. 89. In den späteren Stadien ist er sogar regelmäßig in der Weise an den Enden umgebogen wie es Fig. 90 zeigt. Man findet daher gewöhnlich die beiden Chromatinhohlkugeln gegen ihre frühere symmetrische Lage stark verschoben. Zugleich tritt in den Tochterkernen durch Scheidung in zwei verschieden färbbare Substanzen, vielleicht infolge von Vacuolisierung, eine mehr oder minder regelmäßige Zeichnung hervor (Fig. 90). Man findet bei günstiger Lagerung des Kernes wie in Fig. 91—93 an der Peripherie 6 sich stärker färbende Körnchen, die untereinander und mit einem zentral liegenden durch Fäden verbunden sind, also auch hier wieder ein Gebilde, das man als Centriol beargwöhnen könnte.

Die Rekonstruktion der Tochterkerne läßt sich wegen der Kleinheit des Objekts schwer mit Sicherheit feststellen; doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß die zuletzt beschriebene Anordnung des Chromatins nur ganz allmählich in die kompakte der Fig. 80 übergeführt wird. In dem Maße wie das Chromatin an Masse zunimmt, erfolgt eine Vermehrung der einzelnen Kügelchen, bis endlich das Stadium, von dem wir ausgingen, erreicht ist. Ich schließe das aus dem verschiedenen Aussehen der Kerne.

Das Verhalten des Kernsaftraumes ist zum Teil schon erörtert. Nachdem er die oben beschriebene Gestaltsveränderung durchgemacht hat, kann man ihn als zusammenhängendes Gebilde noch auf dem Stadium der Fig. 90 verfolgen, wo er den Verbindungsstrang als enger Zylinder umschließt. Mit dem Verschwinden des Verbindungs-

stranges schwindet auch der ihn umschließende schlauchartige Abschnitt des Kernsaftraums.

Der Protoplasmakörper kugelt sich auch hier gewöhnlich erst in der späten Anaphase der Kernteilung ab (Ausnahmen s. Fig. 87 u. 89). Zugleich — und zwar erfolgt der Vorgang ganz plötzlich — starrt das ganze Tier von spitzen Pseudopodien, wie es sehr schön Fig. 86 darstellt. Das Tier in Fig. 88 scheint im Augenblick der Abkugelung fixiert zu sein. In der Morgensternform bleibt die Amöbe während der Streckung zum Ellipsoid und der Durchschnürung (Fig. 90 u. 91). Dann kommt ein Moment, wo die Pseudopodien eingezogen werden (Fig. 92) und im nächsten Augenblicke treten auf den abgewandten Seiten die typischen breiten Pseudopodien hervor (Fig. 93) und die Tiere entfernen sich voneinander.

Auf die Ähnlichkeit dieses Teilungsvorgangs mit dem bei *Amoeba lamellipodia* beschriebenen habe ich schon oben hingewiesen. Hier seien nur noch einmal die wesentlichen Punkte hervorgehoben: der Zerfall des Binnenkörpers zur Bildung der Äquatorialplatte, die Verschmelzung der Chromosomen in der Anaphase zu kompakten Körpern und deren Auflösung in der Telophase. Eine Besonderheit sind hier die scharf hervortretenden plattenartigen Polkörper, die mit denen bei *Amoeba proteus* noch die größte Ähnlichkeit haben, da sie sich bei ihr ebenfalls aus chromatischer Substanz aufbauen, während die Polplatten des *Actinosphaerium* aus dem achromatischen Kernnetz hervorgehen und sich nur infolge ihrer dichten und homogenen Beschaffenheit mit Eisenhämatoxylin so stark färben.

Andererseits erinnert das Aussehen der Anaphase auch an das gleiche Stadium bei *Amoeba tachypodia* und überhaupt an die nach dem *Limax*-Typus sich teilenden Amöben. Die Polkörper entsprechen einander, daher der gleiche Name; die Tochterplatten sind den Zwischenkörpern homolog. Ich werde darauf später noch einmal zurückkommen.

In der Arbeit von Loewenthal (1903) über *Basidiobolus lacertae* fand ich einen Teilungsmodus beschrieben, der dem der *Amoeba platypodia* außerordentlich ähnlich ist. Auf die von Loewenthal beschriebenen Unterschiede zwischen vegetativer und generativer Kernteilung gehe ich nicht näher ein, ich glaube, daß der „Walze“ keine ausschlaggebende Bedeutung beizumessen ist. Wichtig ist hier nur die ganz gleichartige Sonderung des Chromatins in vier Platten, die in der Anaphase beider Teilungen bei *Basidiobolus* klar zutage tritt. Die Metaphase hat L. nur bei der „generativen“

Teilung gefunden und abgebildet. Sie wird (was übrigens auch die Meinung Vahlkampf's ist) in gleicher Weise bei der vegetativen Teilung auftreten. L.'s Fig. 58—62 entsprechen in überraschender Weise meiner Fig. 83. Die Spindelfasern der *Amoeba platypodia* sind beim *Basidiobolus* durch gestreckte Waben ersetzt, die „Walze" entsteht wohl mehr als Zufallsbildung, indem zwei Wabenreihen noch mit Chromatin infiltriert sind. Fig. 59 weist darauf hin. Die Äquatorialplatte spaltet sich in zwei Tochterplatten (vgl. Fig. 62 und meine Fig. 84). Vollkommen übereinstimmend sind dann wieder die späten Anaphasen, wie sie L. von der vegetativen Kernteilung abbildet (Fig. 50 u. 51) mit den entsprechenden Stadien der *Amoeba platypodia* (Fig. 86 u. 87), nur sind ebenfalls beim *Basidiobolus* an Stelle der Spindelfasern langgestreckte Waben vorhanden. Hieraus erklärt sich auch das Fehlen eines stabförmigen Gebildes im weiteren Verlaufe der Kernteilung.

Nach Fairchild's Untersuchungen an *Basidiobolus ranarum* (1897) schwindet in der Prophase der Teilung der Binnenkörper und „die einzelnen Chromosomen sammeln sich in der Mitte so an, daß sie mit einigen Lininfasern an der Kernwand aufgehängt erscheinen". Einen derartigen Zustand fand ich oft auch bei *Amoeba platypodia*; ich vermute, daß die Kernteilung des *Basidiobolus ranarum* ganz ähnlich verläuft, wie die der *Amoeba platypodia.*[1])

Die beiden distalen Platten in der Anaphase von *Basidiobolus lacertae* hat schon Vahlkampf seinen Polkörpern und den Polplatten des Actinosphaeriums gleichgesetzt. Ich kann das nach meinen Befunden an *Amoeba platypodia* noch bestimmter behaupten. Ferner hat derselbe Autor die Entstehung des Vierplattenstadiums auch bei der „vegetativen" Teilung L.'s aus einem Dreiplattenstadium (Äquatorialplatte und zwei Polplatten) gefolgert. Ich kann das mit meiner Figurenreihe 83—86 beweisen. Wahrscheinlich haben wir bei *Basidiobolus lacertae* einen ursprünglicheren Teilungsmodus gegenüber dem etwas weiter ausgebildeten von *Basidiobolus ranarum* und *Amoeba platypodia* vor uns. Ich entnehme das aus dem Verhalten der achromatischen Substanz: Wabenreihen im ersten, Spindelfasern in den beiden anderen Fällen.

[1]) Die soeben durchgeführten Vergleiche weisen von neuem auf die Notwendigkeit eines Zusammenarbeitens der Zoologen und Botaniker in den Grenzgebieten ihres Arbeitsbereiches hin.

Allgemeiner Teil.

1. Die Typen der Kernteilung bei Amöben.

Die verschiedenen Arten der Kernteilung bei Amöben, die wir heute kennen, lassen sich in zwei Gruppen unterbringen, die man beide noch in je zwei Unterabteilungen zerlegen kann. Nach besonders charakteristischen Vertretern bezeichne ich sie als *Limax*-Typus und *Lamellipodia*-Typus.

1. ***Limax*-Typus:**

Der Binnenkörper teilt sich in der Prophase durch hantelförmige Durchschnürung.

a) Spindel mit Chromosomenplatten und chromatischen Polkörpern, beide Bestandteile auch im Ruhekern getrennt.

Hierher gehören: *A. diplomitotica*, *A. diploidea*, *A. tachypodia*. — *Paramoeba eilhardi* und *A. crystalligera* lassen sich nur hier anschließen.

b) Spindel mit Chromosomenplatten und chromatischen Polkörpern, beide Bestandteile im Ruhekern zu einem gemeinsamen Binnenkörper vereinigt.

Als Vertreter sind zu nennen: *A. limax*, *A. froschi*, *A. lacertae*, *A. spinifera*, *A. lacustris*, *A. verrucosa*. — Vielleicht gehören sämtliche Arten der Gattung *Entamoeba* hierher.

2. ***Lamellipodia*-Typus:**

Der Binnenkörper wird in der Prophase aufgelöst.

a) Spindel mit Chromosomenplatten und schwach ausgebildeten chromatischen Polkörpern.

Die Angehörigen dieser Gruppe stellen Übergangsformen zwischen den beiden Typen dar wegen ihrer Polkörper; es sind: *A. binucleata*, *A. proteus*, *A. platypodia* und wahrscheinlich *A. albida*.

b) Spindel mit Chromosomenplatten, ohne chromatische Polkörper.

Anzuführen sind: *A. lamellipodia*, *A. vespertilio*, *Mastigella vitrea* und wahrscheinlich *A. horticola*.

Ob das Verhalten bei der Teilung, speziell die Teilung des Kernes, später als Grundlage für eine rationellere Systematik der Amöben benutzt werden kann, läßt sich heute allgemein noch nicht sagen, da unsere Kenntnisse bei dieser Ordnung der Rhizopoden

noch recht gering sind. Dagegen läßt sich jetzt schon die Gruppe der sog. *Limax*-Amöben scharf zusammenfassen und für ihre einzelnen Arten gibt es nur ein sicheres Kennzeichen: die Kernteilung

Ferner ist zur Unterscheidung der einzelnen Varietäten einer Art außer eventuellen Größenunterschieden die Kernteilung ein sicheres Kriterium. Ein sehr schönes Beispiel für solche Varietäten kennen wir in den drei *Limax*-Amöben *A. limax*, *A. diplomitotica* und *A. tachypodia*, die sich durch ihren „Zwischenkörper" scharf von den übrigen Angehörigen der weiteren *Limax*-Gruppe unterscheiden, die aber jede eine besondere Modifikation ihres Teilungstypus verkörpern. Ähnliche Varietäten sind wahrscheinlich *A. vespertilio* und *A. lamellipodia*.

Eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Amöbenteilung wird die Zahl der Varietäten sicher vermehren und dadurch zugleich zur Vereinfachung der Systematik beitragen.

2. Centriolen, Kerndualismus, Centrosomen.

a) Centriolen.

Die Befunde Nägler's, daß bei der Teilung des Caryosoms der von ihm untersuchten Amöben stets ein Centriol auftritt und aktiv mitwirkt, und meine Beobachtungen, aus denen das Fehlen derartiger Centren bei sehr verschieden gearteten Amöben hervorgeht, zwingen mich, Stellung zu nehmen zu der Frage nach dem allgemeinen Vorkommen von Centriolen bei Protozoen.

Als erste haben Schaudinn und Prowazek (1904) Centriolen bei Trypanosomen nachgewiesen. Dann hat sie Hartmann bei *Entamoeba tetragena* und sog. *Limax*-Amöben beschrieben und gemeinsam mit Prowazek (Hartmann und Prowazek 1907) zu einem Ausbau der Lehre Schaudinn's von der Zweikernigkeit der Protozoenzelle verwandt. Seit dieser Zeit haben Hartmann und seine Schüler systematisch den Nachweis von Centriolen im Caryosom aller Protozoen zu erbringen versucht.

In seiner letzten Arbeit (Hartmann und Chagas 1910a) faßt Hartmann die erreichten Resultate in dem Satz zusammen: „Das allgemeine Vorhandensein von Zentralorganen im Caryosom aller Protozoen kann jetzt als eine wohlbegründete wissenschaftliche Tatsache gelten". Darin kann ich Hartmann nicht beistimmen und ich werde meine Zweifel im folgenden näher ausführen. Ich muß ihm aber direkt widersprechen, wenn er sagt: „Der Befund (Hartmann's und Nägler's Nachweis von Centriolen bei Amöben, Anm.) wurde

ferner von verschiedenen anderen Autoren für weitere Amöben-Arten bestätigt, so daß die Anschauung, die in Nägler's Arbeit ausgesprochen ist, daß das Caryosom der Amöben stets ein Centriol einschließt, jetzt schon als gesichert gelten kann". Nehmen wir zunächst die „anderen Autoren".

Swellengrebel (1910) beginnt seine Arbeit mit einer captatio benevolentiae: „Seit der erschöpfenden Arbeit Nägler's über die Amöben des *Limax*-Typus ist die Morphologie dieser Gebilde uns so eingehend bekannt, daß weitere Veröffentlichungen auf diesem Gebiete nur noch Bestätigungen bringen können." Der Autor hat zunächst die Zweiteilung im Leben nicht verfolgt, weiß also auch nicht, wie die Tiere dabei aussehen. Seine „Kernteilungsbilder" erinnern mich sehr an Fragmentierungen des Binnenkörpers, wie ich sie auch bei *Amoeba platypodia* feststellen konnte, mit der übrigens die *Amoeba salteti* einige Ähnlichkeit zu haben scheint. Ich vermute, daß die tatsächliche Kernteilung im besten Falle an die Bilder Swellengrebel's erinnert. Auf die Encystierung einzugehen, halte ich nicht für nötig. Es wird am besten sein, wenn die Arbeit nicht erst Eingang in die Literaturverzeichnisse findet. Jedenfalls kann Swellengrebel kaum als Zeuge für Nägler herangezogen werden.

Ebenso sind die Teilungsbilder, die Schepotieff (1910) von *Amoeba flava* gibt, wohl mit Vorsicht aufzunehmen. Wenn die Äquatorialplatte der Fig. 42 tatsächlich so aussieht, dann kann keine Anordnung des Chromatins vorausgehen wie in Fig. 41; außerdem man müßte annehmen, daß die angelegten Polkörper wieder vollkommen nach der Mitte der Spindel abfließen, was ziemlich unwahrscheinlich ist. Ferner kann wieder aus Fig. 42 schwerlich Fig. 39 abgeleitet werden. Damit werden die „rundlichen", als Centriolen beargwöhnten „Körperchen" im Innern des Caryosoms noch fragwürdiger.

Das sind die beiden einzigen mir bekannten Arbeiten über Amöben, die nach Hartmann eine Bestätigung für Nägler's Befunde bedeuten. Es bleibt also nur Hartmann und sein Schüler Nägler übrig. Ebenso stammt der größte Teil der Beobachtungen, die Hartmann als Beweis für den zuerst zitierten Satz aufzählt, von ihm und seinen Schülern.

Die beiden Arbeiten von Aragão (1909 u. 1910) sind unter Anleitung von Prowazek entstanden. Aragão gehört damit dem Kreise der an der Centriolenfrage interessierten Forscher an.

Nun ist sicher in vielen Fällen bei der Kleinheit der Objekte die Entscheidung, ob ein Centriol vorliegt oder nicht, Sache der

persönlichen Auffassung. Ich verweise nur auf folgende beiden Fälle: in Tafel IV, Fig. 5 und Taf IX, Fig. 85 (Hartmann und Chagas 1910) können die Centriolen ebensogut Außenchromatin sein und sind es meiner Meinung nach auch; in Taf. I, Fig. 3 (Hartmann 1910) würde ich nicht wagen, die beiden Körnchen als Centriolen zu bezeichnen und in der schwächer vergrößerten Fig. 2 treten sie auch lange nicht so scharf hervor.

Wir wissen, daß sich schon bei Metazoen sehr oft Schwierigkeiten in der Identifizierung der Centriolen ergeben, und doch haben wir dort in der Sphäre einen sicheren Anhaltspunkt, der das Auffinden wesentlich erleichtert. Bei Protozoen sind Strahlungen im Umkreis der Centrosomen nicht sehr häufig, wenn wir von den Gregarinen absehen. Die Centriolen, um die es sich hier handelt, unterscheiden sich von den typischen Centriolen der Metazoen darin, daß sie nicht Ausgangspunkt von Strahlungen sind. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn sich Meinungsverschiedenheiten ergeben. Immerhin sollte das Suchen nach Centriolen nicht soweit getrieben werden, daß ganz harmlose Kügelchen verdächtigt werden, wie es Nägler in dem oben S. 66 angeführten Fall bei der *Amoeba vespertilio* tut.

Ich möchte hier auf einen Fall hinweisen, in dem mit aller wünschenswerten Klarheit „Centriolen" und ihre Teilung vorgetäuscht wurden, die sicher keine sind, da sie ja bei der Kernteilung gar keinen Platz fänden. In Fig. 78 u. 79 habe ich zwei Kerne der *Amoeba lamellipodia* abgezeichnet, in denen sich ein oder auch zwei Körnchen genau so scharf beobachten ließen, wie es die Abbildungen zeigen. Da ich im Anfang selbst eifrig nach Centriolen gefahndet habe, so griff ich auch die dargestellten Gebilde mit Begeisterung auf. Dann fanden sich auch schöne Centrodesmosen dazu [1]) — bis ich die eigentliche Teilung der Amöbe kennen lernte. Es handelt sich hier sicher um Fixierungsprodukte, die dadurch entstehen, daß der periphere Chromatinbelag des Binnenkörpers verklumpt und die im Innern enthaltenen Chromatinkügelchen deshalb scharf abgesetzt sind. Zudem handelt es sich um eine sehr alte und ganz dicht besetzte Agarkultur, die vor der Encystierung stand und in der Teilungen fast gar nicht mehr vorkamen, wie ich durch Absuchen mehrerer Deckgläschen mit Tausenden von Amöben feststellen konnte. Andererseits findet man gelegentlich bei der *Amoeba lamellipodia* im Leben ein stärker lichtbrechendes Kügelchen im Binnenkörper, so daß also auch Lebendbeobachtungen nicht unbedingt bindend sind.

[1]) Vgl. Textfig. 5.

Die folgenden Ausführungen haben ihren Zweck erreicht, wenn man in Zukunft mit den Centriolen etwas vorsichtiger verfährt.

Nach den Abbildungen, die Nägler gibt, scheinen bei einigen der von ihm untersuchten Amöben Centriolen vorzukommen; immerhin wäre eine Nachprüfung wünschenswert. Vor allem vermisse ich auf Taf. II die Abkugelung des Plasmakörpers, die nach meiner Überzeugung bei allen Amöben früher oder später eintritt.

Meist ist, wie ich oben auf S. 23 gezeigt habe, die Kernteilung schon bis zum Stadium der Tochterplatten gediehen, wenn sich die Amöbe abkugelt. Man sollte bei Untersuchungen über Amöbenteilung zunächst sein Augenmerk auf Tiere richten, deren Kern sich in der Anaphase der Teilung befindet und deren Körper abgekugelt ist. Daneben kommen dann auch noch die späteren Phasen der Teilung in Betracht: Körper ein Rotationsellipsoid oder biskuitförmig. Man bekommt auf diese Weise sichere und zugleich äußerst charakteristische Ausschnitte der Kernteilung. Ferner — und das ist die Hauptsache — gewinnt man einen Standpunkt, von dem aus man beurteilen kann, ob es sich bei einer Kernveränderung um ein Teilungsstadium handelt oder nicht; d. h. man erhält Richtlinien für die Teilung. Ich will den Wert eines derartigen Vorgehens an zwei Beispielen darlegen.

1. Um die Kernteilung von *Amoeba horticola* Nägler festzustellen, kann man von Fig. 69 ausgehen (Anaphase, Rotationsellipsoid!). Diese lehrt, daß Fig. 70 u. 71 Teilungsstadien sind; andererseits wird es wahrscheinlich, daß Fig. 68 u. 67 die vorhergehenden Stadien sind. Aber damit sind wir am Ende; Fig. 67 kann nur aus einer typischen Spindelfigur mit Äquatorialplatte abgeleitet werden. Wie sich Nägler die Entstehung der Tochterplatten aus Fig. 66 vorstellt, ist mir nicht klar.

2. In Fig. 81 bildet Nägler eine *Amoeba albida* ab, deren Kern sich in der späten Anaphase der Teilung befindet und deren Plasmakörper schon biskuitförmig ist (bei der Fixierung freilich ist die regelmäßige Gestalt etwas deformiert worden). Das ist ein sicheres Stadium. Den stark färbbaren Verbindungsfaden zwischen den Tochterplatten finden wir auch in Nägler's Fig. 69 u. 70 von *Amoeba horticola*, und der Verf. sagt, daß wir ihn „uns aus den sechs Spindelfasern entstanden denken müssen". Man sollte meinen, daß auch das ganz ähnliche Gebilde in Fig. 81 eine solche Genese haben müßte.[1])

[1]) Nach meinen Befunden an *Amoeba platypodia* wird diese Annahme zur Gewißheit.

Aber in keiner der vorhergehenden Fig. 73—80 bei Nägler findet sich auch nur eine Andeutung von Spindelfasern. Ich komme daher zu dem Schluß, daß Fig. 73—80 keinesfalls Teilungsstadien sind. Über ihre Aufeinanderfolge ist sich übrigens Nägler selbst nicht klar. Ganz unverständlich bleibt folgender Satz: „Der ganze weitere Teilungsvorgang verläuft nun so schnell, daß alle weiteren Einzelheiten ineinander übergehen". Wir dürfen doch wohl annehmen, daß die Schnelligkeit der Teilung in direktem Verhältnis zur Größe des Tieres steht. Warum soll also die Teilung bei der 20—30 μ großen *Amoeba albida* schneller verlaufen als bei der nur 8—12 μ großen *Amoeba froschi*, für die Nägler die aufeinander folgenden Veränderungen des Kernes Schritt für Schritt gibt? Und wenn auch Nägler's Annahme zuträfe, so hätte er immer noch keinen Grund zu seiner obigen Angabe. Denn unsere Dauerpräparate stellen doch Augenblicksbilder dar, sozusagen kinematographische Aufnahmen aus dem Verlauf der Teilung. Wenn wir nur genügend viel „Aufnahmen" gemacht haben, so werden wir in unserer Serie auch jede Veränderung unseres Objekts wiederfinden — es kann also nicht die Rede davon sein, daß die Einzelheiten ineinander übergingen.[1]) Vielmehr wird man Nägler den Vorwurf nicht ersparen können, daß er mit unzureichendem Material gearbeitet hat.

Gegen die Auffassung seiner Fig. 73—80 als Teilungsstadien spricht außer den angeführten Gründen noch das Verhalten des Außenchromatins. In Fig. 81 fehlt es offenbar[2]), es muß also Umwandlungen erlitten haben. In Fig. 73—80 dagegen bleibt es ganz unverändert; eine Ausnahme scheint Fig. 75 zu bilden, die aber trotzdem kein Teilungsstadium wird.

Selbstverständlich verlange ich nun nicht, daß die Teilung von *Amoeba albida* so verlaufen soll wie die von *Amoeba horticola* oder *A. platypodia*; in den Grundzügen wird sie sicher mit ihnen übereinstimmen. Ob nun Polkörper vorhanden sind wie bei *Amoeba platypodia* und vielleicht bei *Amoeba albida*, oder ob sie fehlen, wie wahrscheinlich bei *Amoeba horticola*: in allen drei Fällen verschmelzen die Spindelfasern zu einem einheitlichen Faden, der sehr lange erhalten bleibt.

[1]) Den gleichen Fehler wie Nägler begeht übrigens Erdmann (1910), wenn sie von ihren bei 25° gezüchteten Amöben (*A. diploidea*) sagt: „Da die Kernteilungen entschieden schneller verlaufen, so sind die feineren Züge der Kernteilung hier verwischter, die feinen Körnchen, die in Parallelreihen die auffallenden Teilungsfiguren bilden, verschwinden, das Chromatin ist stärker verklumpt". Das letzte kann ebenso gut eine Folge der Fixierung sein.

[2]) Die punktierte Linie im Umkreis der Tochterkerne soll doch wohl die Kernmembran sein?

Nach meinen Erfahrungen an *Amoeba platypodia* muß ich das Vorkommen von Centriolen bei *Amoeba horticola* und *Amoeba albida* als unwahrscheinlich bezeichnen. Über das „Centriol" in Fig. 67 sollte man eigentlich schweigen. Es ist ein „Korn" nur auf der einen Seite vorhanden; da aber auch dieses später „in die Polplatten aufgenommen wird", wie Nägler versichert, so muß man wohl annehmen, daß es sich nur etwas verspätet hat, weil es beinahe ins Plasma geraten wäre. Wahrscheinlich finden sich in dem betreffenden Präparat noch mehr derartige „Körner": da aber das Protoplasma „halb schematisch gezeichnet" ist, kann man sich darüber nicht unterrichten. Ich glaube, daß außer Nägler niemand das „Centriol" gefunden hätte.

Dieser Fall und die von Nägler bei *Amoeba vespertilio* entdeckten „Centriolen" scheinen mir typisch zu sein für die Leichtigkeit mit der — nicht allein von Nägler! — überall Centriolen gefunden werden.

Die Kernteilung von *Amoeba diploidea* verläuft ähnlich wie die der *Amoeba tachypodia*: nur ist das ganze Chromatin so stark verklumpt, daß man sich nicht von dem Eindruck losmachen kann, daß es sich hierbei um schlecht fixiertes (oder gefärbtes?) Material handelt. Mit der Centrodesmose in Fig. 111 weiß ich nichts anzufangen: ich kann aber wohl versichern, daß mir ein derartig scharf umrissener Faden nicht entgangen wäre, wenn er sich bei *Amoeba tachypodia* fände.

Aus der ganzen Arbeit Nägler's geht hervor, daß er über viel zu geringes Material verfügte, wenn er auch das Gegenteil behauptet.

Bei *Amoeba diploidea* hat Nägler die Teilung des Centriols nicht verfolgen können, „da die Chromatinmasse des Caryosoms bei der Teilung so verbacken ist, daß trotz schärfster Differenzierung eine Sonderung nicht erkennbar ist". Diese Lücke hat neuerdings Rhoda Erdmann (1910) ausgefüllt. Wenn schon ihre „Centriolen" in Fig. 1 und die „Centrodesmose" in Fig. 2 (rechts) merkwürdig aussehen, so scheint mir für eine Kritik ihrer Befunde besonders der Umstand beachtenswert, daß die Centriolen in einem mittleren Teilungsstadium sich nicht darstellen ließen. Es fehlt ihnen demnach die Kontinuität, die nach Hartmann gerade ihr Hauptmerkmal ist. Sollte es nicht besser sein, der *Amoeba diploidea* Centriolen ganz abzusprechen?

Elmassian (1909) gibt an, daß es ihm trotz zahlreicher Versuche unmöglich gewesen sei, ein Centriol im Caryosom von *Entamoeba minuta* nachzuweisen. Die Annahme, daß das Caryosom der Amöben ein Centriol enthalten müsse, hält er — wie auch ich — für irrig.

Seine Ausführungen dürfen hier im Zusammenhang mit meinen Bemerkungen über *Amoeba diploidea* ein besonderes Interesse beanspruchen. Er schreibt: „Il serait peut-être prudent pensons nous, de ne pas trop généraliser l'opinion que chez toutes les espèces amibiennes il y aurait dans le caryosome un corpuscule central et de dire quand on ne peut pas le mettre en évidence que c'est à cause de la chromatine qui le couvre et le rend invisible comme le font NÄGLER et ROSENBUSCH" . . . (Man vergleiche hierzu meine Besprechung der Arbeit ROSENBUSCH's S. 84 u. 85.) Daß die Arbeit ARAGÃO's (1909) nicht als unbeeinflußt angesehen werden kann, habe ich oben S. 77 schon dargelegt. Es sollte mich wundern, wenn bei der Teilung von *A. diplomitotica*, die der *A. tachypodia* so sehr ähnlich ist, ein Centriol vorhanden wäre.

Was meine Untersuchungen anlangt, so möchte ich hier nochmals das Fehlen von Centriolen bei allen vier Formen feststellen. Ich habe mich bemüht, bei der Auswahl meiner Abbildungen für jeden Teilungsschritt eine Figur zu geben, damit man mir nicht vorwerfen kann, daß ich gerade das Stadium nicht gesehen hätte, wo die Centriolen hervortreten. Ich weiß, daß man mir sagen wird, daß bei *A. platypodia* sehr leicht eins der Chromatinkörnchen in den Polkörpern das Centriol sein könne; man wird auch vermuten, daß das Centriol bei *A. tachypodia* und *A. lamellipodia* deshalb nicht zu sehen sei, weil es auch da zwischen ähnlich gestalteten Chromatinkörnchen liege; man wird ferner einwenden, daß man in einem „so schwammigen Gebilde" wie es der Binnenkörper der *A. verrucosa* sei, das Centriol nicht feststellen könne — mit solchen Argumenten kann man freilich überall Centriolen finden.

Wenn ich jetzt noch auf die vor NÄGLER liegenden Arbeiten über Amöbenteilung eingehe, so kann ich mich kurz fassen. *A. binucleata*, *A. proteus*, *A. vespertilio*, *Mastigella vitrea*, *A. sp.* WENYON und *Entamoeba buccalis* sind auf S. 64 ff. ausführlich besprochen worden, ebenso *A. limax*, *Entamoeba muris* und *E. ranarum* auf S. 49 ff. Bei keiner wurde ein Centriol beschrieben.

Indessen *Amoeba crystalligera* (SCHAUDINN 1894) enthält nach NÄGLER ein Centriol. Da jedoch auf den klaren Bildern SCHAUDINN's nirgends ein Körnchen zu finden war, vor allem nicht in Fig. 11 b, wo es im Hantelstadium auftreten müßte, so blieb nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß hier „die chromatische Substanz mit dem Centriol verbacken ist. Damit kann man freilich alle Fälle, in denen Centriolen offenbar fehlen, doch noch für die Lehre retten. Daß dieses „verbacken" selbst bei HARTMANN und seinen Schülern

recht oft vorkommt, gibt zu denken. *A. crystalligera* hat sicher kein Centriol.

Macht man sich die Hartmann'sche Auffassung über das Vorkommen von Centriolen bei allen Protozoen zu eigen, dann müßte der Nebenkörper der *Paramoeba eilhardi* (Schaudinn 1896a) ebenfalls ein Centriol einschließen. Denn der Nebenkörper entspricht dem kinetischen Teil des Kernes anderer Amöben, also z. B. den Polkörpern der *A. tachypodia*, und dieser enthält nach Hartmann stets ein Centriol. Davon kann aber nach Schaudinn's Schilderung nicht die Rede sein, denn bei Eisenhämatoxylinfärbung nach Vorfärbung mit Bordeauxrot wird das Mittelstück des Nebenkörpers tiefschwarz; „doch ist zu bemerken, daß hierbei nur die im Leben stark lichtbrechenden Körnchen, die dasselbe erfüllen, die Färbung annehmen, die Zwischensubstanz bleibt farblos; ebenso färben sich in den seitlichen Halbkugeln nur die Körnchen schwarz". Bei der Teilung des Nebenkörpers, die Schaudinn nur in den Flagellaten beobachtet hat, treten die Hälften des stark färbbaren Mittelstücks an die Pole der Spindel, ohne daß bei ihrer Durchschnürung Centriolen auftreten.

Man kann also, wenn man das Resultat der vorstehenden Besprechung in einem Satz zusammenfassen will, nur sagen: Es sind bei Amöben Centriolen während der Teilung in einigen wenigen Fällen beschrieben worden; ihnen steht jedoch eine überwiegende Zahl von Kernteilungen gegenüber, in denen Centriolen nicht beobachtet wurden oder sogar ihr Fehlen ausdrücklich festgestellt wird.

Bei den Mastigophoren, zu denen ich jetzt übergehe, muß man meiner Meinung nach zunächst einmal eine Scheidung in zwei Gruppen eintreten lassen und zwar in 1. alle Formen, bei denen vorübergehend der gesamte Geißelapparat mit Basalkorn und Blepharoplast rückgebildet und später neu aus dem Hauptkern gebildet wird; 2. Formen, bei denen das nicht festgestellt wurde. Für letztere erscheint mir das allgemeine Vorkommen von Centriolen unwahrscheinlich. Bei den ersteren wäre zu erwägen, ob hier tatsächlich ein echtes Centriol vorliegt, oder ob wir dabei nicht zwei Vorgänge, die Teilung des Caryosoms und des von ihm umschlossenen Körperchens, wegen ihrer morphologischen Ähnlichkeit mit der Teilung einer Sphäre samt ihrem Centriol in den gleichen ursächlichen Zusammenhang bringen, obwohl er vielleicht nicht besteht. Um mich besser verständlich zu machen, führe ich die Verhältnisse bei *Haemoproteus noctuae* an, wie sie uns Schaudinn (1904) geschildert hat. Der

Geißelapparat stammt in direkter Linie vom Zentralkorn des Kernes ab, das also eine ständige Reserve dafür vorstellt. Bei der Teilung schnürt sich die zentral liegende Substanz nach Art der echten Centriolen hantelförmig durch, die Teilstücke bleiben durch einen feinen Faden miteinander in Verbindung; um die so entstandene Zentralspindel gruppiert sich das Chromatin im Äquator, so daß ein Bild entsteht, wie wir es von der Centrosomenteilung bei Metazoen schon lange kennen. Wenn nur Geißel und Basalkorn rückgebildet wurden, dann schnürt der Blepharoplast ein neues Basalkorn ab, aus dem die neue Geißel sproßt. Erst bei Verlust des Blepharoplasten erfolgt ein Zurückgreifen auf die Hauptreserve im Hauptkern. Es wäre danach das „Centriol" als die im Hauptkern persistierende Basalkornsubstanz aufzufassen. Daß dieses Gebilde bei der Teilung wie ein echtes Centriol sich verhält, reicht meiner Meinung nach nicht aus, um meine Ansicht als falsch zu erweisen: denn wir kennen bei Trypanosomen zwei Fälle, wo die geteilten Blepharoplasten, also sogar Kerne, an die Pole der Spindel des Hauptkernes treten und dadurch eine Spindel mit Centrosomen vortäuschen (França und Athias 1907, Rosenbusch 1909).

Jedenfalls liegt bei *Haemoproteus* eine ganz spezielle Differenzierung vor, die sich schon mit den übrigen Trypanosomen nicht mehr vergleichen läßt. Bei diesen tritt die Notwendigkeit, einen neuen Blepharoplasten zu bilden, viel seltener ein als bei *Haemaproteus* (NB. Voraussetzung für diese ganze Betrachtung ist, daß die Trypanosomen sich tatsächlich in intracelluläre Stadien umwandeln, was bekanntlich keineswegs erwiesen ist!). Daher wird auch die Basalkornsubstanz erst im Bedarfsfalle im Caryosom abgesondert und persistiert nicht während des ganzen Lebens als „Centriol" in ihm. Bei der Kernteilung teilt sich der Blepharoplast als selbständiger Kern, das eine Teilstück behält Basalkorn und Geißel, das andere bildet beide neu durch Abschnürung. Es liegt also kein Grund vor, im Caryosom des Hauptkerns Basalkornsubstanz abzusondern.

Nun hat aber Rosenbusch (1909) Centriolen bei der Teilung des Hauptkerns beschrieben. Ich kann seine Bilder nicht als überzeugend ansehen. Schon daß der Autor sich so starke Beschränkung in seinen Ausdrücken auferlegt, ist auffällig. Er sagt vom Hauptkern: „In dessen Innerem befindet sich das Centriol als ein kleines dunkler gefärbtes Körnchen, das während der Anfangsstadien der Teilung öfters gut zu erkennen ist." Warum sagt er nicht: „immer gut zu erkennen" ist? In seinen Figuren findet sich aber die hantelförmige Durchschnürung des Centriols nur in Fig. 9—11 von Kultur-

formen von *Haemoproteus noctuae* und in Fig. 50 von *Trypanosoma lewisi*! Und wie erklärt Rosenbusch das Fehlen des Centriols im folgenden Stadium (Fig. 13), das Wiederauftreten in Fig. 14, das Fehlen von Fig. 17 ab bis zu Ende? Wahrscheinlich ist es da wieder „verbacken". Man kann jedenfalls aus seinen Abbildungen auch das Gegenteil schließen, daß nämlich bei der Teilung des Hauptkerns Centriolen nicht beteiligt sind und die stark färbbaren Körnchen Zufallsgebilde darstellen wie die von mir in Fig. 78 u. 79 gezeichneten auch (vgl. S. 78). Hierbei ist zu bedenken, daß die viel kleineren Elemente bei Trypanosomen eine Täuschung wesentlich erleichtern.

Wenn ich mich jetzt zu den übrigen Flagellaten wende, so kann ich immer wieder nur die Tatsache feststellen, daß Hartmann und seine Schüler Centriolen bei Formen beschreiben, während bei ganz ähnlichen von anderen Autoren keine gefunden werden konnten. Ich will mich kurz fassen. Berliner (1909) beschreibt für *Copromonas major* Centriolen, und aus ihnen die Entstehung der neuen Geißeln nach Untergang der alten samt ihrem Basalkorn. Dobell (1908) dagegen, der den ganz ähnlichen *Copromonas subtilis* untersuchte, schildert weder Centriolen noch eine derartige Entstehung der Geißeln, sondern weist nach — und belegt das mit klaren Bildern in Fig. 42—46! — daß nach Verlust der alten Geißel das erhalten gebliebene Basalkorn sich teilt und aus den Teilstücken zwei neue Geißeln sprossen, wie es allgemein für Flagellaten beschrieben wird.

Auf die Arbeit Berliner's muß ich noch etwas genauer eingehen. Zunächst würde ich mir nicht getrauen, aus dem Haufen stark färbbarer Körnchen in Fig. 4 das Centriol herauszufinden, und ich glaube, daß ich damit nicht allein stehe. Das ist offenbar das einzige Mal, wo Berliner Centriolen gefunden hat, „meistens sind diese aber in dem stark zusammengebackenen Caryosom nicht zu sehen". Was nun gar die Entstehung der neuen Geißeln aus den Centriolen anlangt, so ist da die Unklarheit noch größer. Er sagt darüber: „Aus den durch Teilung der Centriole entstandenen Basalkörnern scheint[1]) noch je ein Körnchen zu entspringen, das vielleicht bis zum Vorderende des Körpers wandert und das Material zum Aufbau der Geißel allmählich liefert. Ist die Geißel fertig, so ist das Körnchen verschwunden und nur noch das Basalkorn zu sehen." Das sollen die Fig. 5, 10 u. 11 veranschaulichen. Wenn ich Berliner recht verstehe, so teilen sich zunächst die Centriolen,

[1]) Von mir gesperrt, ebenso die beiden folgenden Wörter.

die an den Spindelpolen der Fig. 5 sitzen sollen (sie sind dort offenbar vom Verf. auch nicht gefunden worden, weshalb er auf Fig. 4 verweist!), das eine Teilstück wird als Centriol in den Tochterkern aufgenommen, das andere ist das neue Basalkorn. Die Angabe, daß dieses ein zweites Körnchen abschnürt, das später wandert und das Material für die neue Geißel abgibt, steht allen Beobachtungen an Flagellaten entgegen[1]); zudem sieht das linke Körnchen und seine Fibrille zum Basalkorn in Fig. 10 recht wenig überzeugend aus, und doch sollte man erwarten, daß beide gerade auf der linken Seite schärfer hervorträten, weil dort die Geißel noch nicht gebildet ist, während sie rechts schon recht ansehnlich ist! Es wäre gut, wenn Berliner gesagt hätte, wie oft er das Stadium Fig. 10 gefunden hat, ich vermute, er hat es nur einmal gesehen. Man kann wohl nach den Ausführungen Dobell's, die er durch seine Fig. 42—46 belegt, ohne weiteres auch für *Copromonas major* die Entstehung des neuen Basalkorns aus dem alten annehmen. Damit fällt auch die Daseinsberechtigung der Centriolen als Basalkornreserve bei *Copromonas major* fort.

Für *Oxyrrhis marina* liegt nach den Untersuchungen von Keysselitz (1908a) — eine Bestätigung der Angaben Schaudinn's — ein sehr klarer Fall von Kernteilung mit Centriolenteilung bei einem Flagellaten vor. Leider ist gerade hier vom Verhalten der Geißeln nichts bekannt, außer daß sie sich wahrscheinlich schon vor dem Kern teilen. Nun sagt aber Keysselitz, daß die Geißeln sehr leicht, und zwar mit dem Basalkorn abgeworfen werden. Wenn nun (ich weiß nicht, ob das vorkommt) einmal beide zugleich abgestoßen

[1]) Hartmann und Chagas (1910a) stellen den Vorgang anders dar. Nach ihnen teilt sich jedes der beiden Centriolen an den Spindelpolen und liefert das zukünftige Basalkorn und den Rhizoplasten (= Centrodesmose). Dann teilt sich das Centriol nochmals und schiebt dadurch Rhizoplast + Basalkorn von sich weg. Das neuentstandene Teilstück ist das „Körnchen, das vielleicht bis zum Vorderende wandert". Also nach Berliner's Darstellung ist das „Körnchen" ein Abkömmling des Basalkorns — nach der Darstellung von Hartmann und Chagas dagegen wird es durch direkte Teilung vom Centriol gebildet. Der Unterschied scheint an sich unwesentlich, weil ja schließlich das Basalkorn auch vom Centriol abstammt. Er gewinnt aber dadurch an Bedeutung, daß die Aufstellung ihres „vierten Typus der Geißelbildung" (mit dem Resultat einer „völligen Unabhängigkeit des Geißelapparates vom Kern") den Autoren nur auf Grund ihrer Deutung der Bilder Berliner's möglich ist. Ich halte es zum mindesten für gewagt, auf eine derartig unsichere Beobachtung (Berliner sagt selbst: „nur wenige Bilder habe ich auffinden können"!) einen ganzen Typus zu begründen, einen Typus, der zudem schon bei einer ganz nahestehenden Form (*Copromonas subtilis* Dobell) nicht zutrifft.

würden, dann müßte ein neues Basalkorn gebildet werden und hierzu käme dann die in den „Centriolen“ gegebene Substanz in Betracht. Es wäre für die Theorie erwünscht, daß die Genese der Geißeln für *Oxyrrhis* genau festgestellt würde.

Was nun die Arbeit von Hartmann u. Chagas (1910 a) anlangt, so habe ich davon den Eindruck erhalten, daß mit viel zu geringem Material und daher ohne die so notwendige Vergleichung vieler einander entsprechender Stadien auf den Verlauf der Kernteilung geschlossen wurde. Die Angabe auf S. 102, daß auch *Arcella* ein Centriol besitze, verliert sehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man Fig. 29 bei Khainsky (1911) dagegen hält. Diese stellt die „Spindel“ von *Arcella* vom Pol aus gesehen dar und läßt klar erkennen, daß zum mindesten dort Centriolen fehlen. Mit dem Nachweis von Centriolen bei Euglenoideen stehen die Verff. ganz allein da. Weder Blochmann (1894), noch Keuten (1895), noch Steuer (1904), noch auch Haase (1910), die sogar an Schnitten gearbeitet hat, konnten einen derartig scharf umrissenen Faden bemerken, wie er als Centrodesmose in Fig. 84 bei Hartmann u. Chagas gezeichnet ist. Nach Prowazek (1903) stellt der Innenkörper von *Euglena* „ein gleichmäßig gefärbtes Stäbchen dar“, und Steuer sagt: „An stark differenzierten Präparaten konnten zuweilen auch am Nucleolocentrosoma ein helles Mittelstück und die beiden stärker gefärbten Endstücke unterschieden werden. An den Mittelstücken ließen sich zarte, längsverlaufende Fäden bisweilen wahrnehmen; dieselben sind indessen wohl nur die Umrisse der infolge der Streckung des Nucleolo-Centrosomas ebenfalls gedehnten Alveolen aus denen . . . das Nucleolo-Centrosoma sich aufbaut.“ Hier kann offenbar ein Centriol nicht übersehen worden sein!

Ebenso wird man wohl kaum Borgert den Vorwurf machen können, daß er die Centriolen bei *Ceratium tripos* nicht gesehen hätte (Borgert, 1910), sondern man wird sich den von Jollos (1910) als „Centriolen“ beschriebenen Gebilden etwas skeptisch gegenüberstellen müssen. Daß er von der Centriolenlehre vollkommen überzeugt ist, äußert er auf S. 190: „Im Caryosom ist, wie zu erwarten war, ein Centriol nachweisbar.“ Ich möchte hier nur aufmerksam machen auf die sehr unwahrscheinliche „Centrodesmose“ der Fig. 48—50, die so sehr an den „Zwischenkörper“ bei der Kernteilung von *Coccidium schubergi* erinnert (Schaudinn, 1899 b). Ferner kann ich mir von der Wirkungsweise des Centriols in Fig. 51 beim besten Willen kein Bild machen. Hier sieht übrigens die „Centrodesmose“ ganz anders aus als in Fig. 48—50!

Die Verhältnisse bei den Heliozoen sind mit denen von *Haemo-*

proteus u. ä. gleichzusetzen. Es handelt sich dabei in erster Linie um die Erzeugung eines formgebenden Elementes, das erst sekundär in den Dienst der Kernteilung tritt. An *Wagnerella borealis* hat Zuelzer (1909) die Entstehung des Zentralkorns aus dem Kern in ähnlicher Weise nachgewiesen, wie es durch die Untersuchungen von Schaudinn (1896 b) und Keysselitz (1908 a) schon für *Acanthocystis* bekannt war.

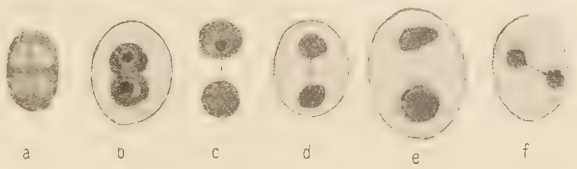
Das Vorkommen von Centriolen bei Coccidien, wie es Jollos (1909) für *Adelea ovata* beschreibt, ist bisher von anderer Seite nicht bestätigt worden. Dagegen gibt Reichenow (1910) an, daß er zusammen mit Schellack eine Nachuntersuchung der *Adelea ovata* unternommen habe, deren Ergebnis sei, daß sie sich „Jollos' Ansicht über den Teilungsvorgang nicht anschließen" könnten.

In derselben Arbeit stellt Reichenow fest, daß bei der *Haemogregarina stepanowi* im Nucleolus (dem „Caryosom" der Autoren) „von irgend einer Differenzierung, die als „Centriol" gedeutet werden könnte, nichts zu bemerken" sei. Dagegen wenden sich Hartmann u. Chagas (1910 b) in einer ad hoc geschriebenen vorläufigen Mitteilung über die Resultate ihrer Untersuchungen an Schlangenhämogregarinen. Sie betonen, daß es sich im vorliegenden Falle um einen Differenzpunkt handelt, dem „eine prinzipielle Bedeutung für die Protozoencytologie zukommt" (!). Sie führen aus, daß bei *Haemogregarina lutzi* das Caryosom ein „Centriol" abschnürt, das als Teilungsorgan funktioniert. Ihre Fig. 7 b u. c sollen die Abschnürung illustrieren. Ich muß gestehen, daß mir die Bilder, besonders um eine prinzipielle Frage zu entscheiden, nicht genügend erscheinen. Warum soll gerade in Fig. 7 c das mit dem Caryosom verbundene Kügelchen das „Centriol" sein? Weil es mit ihm durch einen Faden verbunden ist? Die Binnenkörper sind doch sehr oft mit dem Außenchromatin durch Linienfäden verbunden (vgl. z. B. meine Fig. 28 a von *Amoeba tachypodia*). Von den übrigen Außenchromatinkugeln unterscheidet sich das „Centriol" sonst anscheinend gar nicht. — Nun teilt sich das Centriol hantelförmig und rückt an die Pole der Spindel. Dabei bemerken die Autoren: „Die Centriole der Spindel sind hie und da, aber selten[1]) noch durch eine Fibrille, eine Centrodesmose, verbunden. Nur in diesem Falle ist ihre Centriolnatur sehr deutlich, da sie sonst an der mit Chromatinkörnern von gleicher Größe bedeckten Spindel kaum hervortreten." Ich habe schon oben S. 84 darauf hingewiesen, daß Rosenbusch sich eine

[1]) Von mir gesperrt!

merkwürdige Beschränkung in seinen Ausdrücken auferlegt, wenn er vom Vorkommen der Centriolen spricht. Hier nun handelt es sich um eine prinzipielle Frage und die Verff. müssen ihre Behauptungen auf Beobachtungen stützen, die man „hie und da, aber selten“ macht. Es scheint mir, daß im vorliegenden Falle ein zufällig vorhandener Lininfaden zwischen zwei Chromotinkörnchen (den man nach meiner Überzeugung bei eifrigem Suchen immer einmal finden kann) freudig als Centrodesmose akzeptiert worden ist. In ähnlicher Weise erklärt sich offenbar die „Centrodesmose“ in Jollos' Fig. 51 von *Ceratium tripos* (s. o. S. 87), nur dienen dort Nucleolen als Centriolen.

Derartige „Fibrillen“ kenne ich selbst aus eigener Erfahrung. Ich gebe in Textfig. 5 einige Skizzen, die ich im Anfang meiner Untersuchungen über die Kernteilung von *Amoeba lamellipodia* anfertigt habe. Ich gebe absichtlich die Skizzen, ohne daran etwas zu ändern, da sie aus einer Zeit stammen, wo ich selbst eifrig nach Centriolen und Centrodesmosen suchte. Ich betone aber, daß die Fäden sich in der gleichen Schärfe im Präparat finden. In allen Fällen handelt es sich sicher nicht um Teilungsstadien, wie ein Blick auf Taf. 6 u. 7 deutlich zeigt. Wahrscheinlich ist in b—f die Vereinigung der einzelnen Chromatinkugeln bei der Rekonstruktion der Tochterkerne nach der Teilung nicht in normaler Weise vollzogen worden (vgl. S. 63). Man vergleiche Textfig. b mit Fig. 73 bei Nägler (1909); ferner c—f mit Fig. 4 u. 22 bei Jollos (1909) in c war das „Centriol“ am einen Ende der „Centrodesmose“ in derselben Klarheit vorhanden wie in Fig. 29 bei Jollos an beiden. Endlich zeigt a einige Ähnlichkeit mit Fig. 5 bei Jollos, nur ist mein Präparat nicht so stark differenziert. Dieses Auftreten einer „richtigen mitotischen Teilungsfigur mit Spindelfasern und einer Art Äquatorialplatte“ neben dem normalen Teilungstypus bei *Adelea ovata* ist mir recht unwahrscheinlich. Ich glaube kaum, daß ein so niedriger Teilungsmodus, wie er sicher bei *Adelea ovata* vorliegt, plötzlich — wenn auch nur „in seltenen Fällen“ (!) — in die hochstehende Mitose umschlagen kann. — Wie dem auch sei, das eine geht wohl aus Textfig. 5 hervor, daß „Fibrillen“ zwischen Caryosomteilen nicht



Textfigur 5.

ohne weiteres „Centrodesmosen“ sein müssen. Das gleiche dürfte für Fibrillen zwischen Chromatinkörnchen gelten.

Auch die Genese des Centriols bei *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz 1908 b) weist eine empfindliche Lücke auf, indem die Centriolen gerade in dem Augenblicke „undeutlich“ werden, wo ihre eigentliche Tätigkeit beginnt: während der Ausbildung der Spindel. „Man kann sie erst nach Bildung der Spindelfasern wieder beobachten.“ Diese neuen Centrosomen sind jedoch beträchtlich kleiner und Keysselitz vermutet deshalb, daß sie ihr Chromatin abgegeben hätten und nur noch aus Plastin beständen. Schließlich möchte ich noch auf die große Verschiedenheit hinweisen, die die Entstehung der Centrosomen aus dem Sekundärcaryosom zeigt. Keysselitz gibt nicht weniger als 3 Modifikationen des normalen [1]) Vorgangs, also im ganzen 4 Entstehungsarten! Hält man die drei Tatsachen nebeneinander, so sieht man, welche Schwierigkeiten es schon dem Verf. selbst macht, seine Centriolen zu retten. Ob man den Verhältnissen nicht vielleicht weniger Zwang antut, wenn man in den Abschnürungen nur eine Chromatinabgabe des Caryosoms an das Netzwerk des Kernes erblickt? Keysselitz sagt ja selbst, daß das Caryosom beim Knäuelstadium manchmal mit verbraucht wird. Es ist daher gar nicht so unwahrscheinlich, daß es schon vorher — und zwar in allen Kernen — sein Teil zur Chromosomenbildung beisteuert. Deutet man die Verhältnisse so, dann bleibt für die Entstehung der Centrosomen entweder die Annahme einer Neubildung oder es handelt sich dabei nur um die stärker gefärbten Spindelpole, was ja bei der scharfen Zuspitzung der Spindeln sehr wohl möglich ist.

Wie steht es nun mit den „cyklischen Vorgängen am Caryosom“? Hierauf legen Hartmann und Prowazek in ihrer Zusammenfassung besonderen Wert. „Einen ganz wesentlichen Vergleichspunkt bildet weiterhin die Tatsache, daß an den Centrosomen der Metazoen und den homologen Organen der Protistenzelle (Blepharoplast und Caryosom) sich cyklische Vorgänge abspielen“ . . . und weiter: „Die Veränderungen betreffen nur die chromatische und Plastinsubstanz der okomotorischen Kerne, das Centriol bleibt unberührt.“ Als Beweis dafür werden die Veränderungen am Caryosom von *Entamoeba tetragena* angeführt und daneben könnte man jetzt noch diejenigen bei

[1]) Bei diesem selbst fällt die sicherlich beabsichtigte Übereinstimmung mit dem *Haemoproteus*-Schema ohne weiteres auf: Sekundärcaryosom = Blepharoplast, das eine Teilprodukt, das sich weiter in die beiden Centrosomen teilt = Basalkorn, bei dessen Teilung die Centrodesmose als Geißelfibrille erhalten bleibt.

Entamoeba histolytica (Werner 1908) und *Entamoeba testudinis* (Hartmann 1910) stellen. Eine schwache Stelle hat die Sache freilich: es ist in noch keinem Falle die Identität des zuletzt vom Caryosom übrigbleibenden Körnchens mit einem echten Centriol einwandfrei dargelegt. Dafür kommen nur Kernteilungsstadien in Betracht. Die Bilder, die Hartmann (1910) von der *E. histolytica* und ebenso neuerdings von der *E. testudinis* gibt, haben keine Beweiskraft. Ebensowenig die von Werner (1908). Wir müssen uns, um ein Urteil darüber zu erhalten, die Kernteilungen zweier Entamöben vergegenwärtigen, der *E. muris* (Wenyon 1907) und der *E. ranarum* (Dobell 1909a). In beiden Fällen handelt es sich um Kerne, die in ihrem Bau den oben genannten außerordentlich ähneln [1]). Es finden sich offenbar auch „cyklische Vorgänge am Caryosom", wenngleich die Autoren nicht darauf hinweisen. In Fig. 53 bildet Dobell einen Kern ohne Caryosom ab, während Fig. 54 einen besitzt, ebenso scheint die Größe des „Nucleolus" bei *E. muris* stark zu variieren. Die Kernteilung sieht jedoch ganz anders aus als Hartmann's Zeichnungen. Ich habe oben S. 52 schon ausgeführt, daß beide Bilder große Ähnlichkeit mit der Teilung der *A. tachypodia* (*Limax*-Typus) haben. Da in der Anaphase Binnenkörper- und Außenchromatin deutlich getrennt sind, so muß wohl vorher und auch nachher der Kern einen Binnenkörper besessen haben. Damit stimmt Dobell's Fig. 54 gut überein, die die kleinste Amöbe darstellt, die ihm zu Gesicht kam und nach des Autors Aussage zweifellos als Jugendstadium anzusehen ist. Nach der Teilung wird dann dieser Binnenkörper abgebaut und vor einem neuen Fortpflanzungsakt bildet er sich von neuem. Das sind aber die gleichen cyklischen Vorgänge wie bei der *E. tetragena* usw. Nur bleibt im besprochenen Falle kein Centriol übrig. Man wird mir einwenden, daß die Erkennung nur schwierig sei wegen der großen Menge gleichgestalteter Chromatinkörnchen; auch bei *E. testudinis* kämen gleiche Verhältnisse vor. Demgegenüber verweise ich auf das Frühstadium der Teilung von *Ent. muris* Wenyon Fig. 73c. Wenn überhaupt, dann müßte hier das Centriol seine Tätigkeit entfalten; bei der lockeren

[1]) Ich vermute, daß sämtliche Entamöbenarten nur Varietäten einer einzigen Art *Entamoeba* darstellen ähnlich wie die drei oben S. 43 beschriebenen Varietäten der *Amoeba limax*. Genau so wie von diesen jede ihre bestimmte Modifikation der *Limax*-Kernteilung besitzt, so finden sich auch bei den Entamöben geringe Abweichungen, aber der Typus ist immer deutlich zu erkennen. Darauf weisen *E. muris* und *E. ranarum* hin. Eine Sonderstellung scheint nur *Entamoeba blattae* einzunehmen, die sich ja auch sonst von den typischen Entamöben unterscheidet.

Anordnung des Chromatins hätte die Centrodesmose Wenyon auffallen müssen.

Es ist zum mindesten verfrüht, im Auf- und Abbau des Caryosoms cyklische Vorgänge zu sehen, wie sie den Centrosomen der Metazoen eigen sind. Sicher ist nur, daß bei den Entamöben der kurz vor der Teilung gebildete Binnenkörper wieder aufgelöst wird. Das hat seinen Grund in der Chromatinarmut, die allen Entamöbenkernen zukommt, auch dem Kern von *E. blattae*, wie die Versuche von Schubotz (1905) gezeigt haben! Infolge des geringen Vorrats an aktiver Substanz muß diese in die Form übergeführt werden, die für die Entfaltung ihrer Eigenschaften am günstigsten ist, sie muß eine möglichst große Oberfläche annehmen. Das wird erreicht durch feine Verteilung im Kernraume. Im gleichen Zustande findet sich das Chromatin bei stark assimilierenden Aktinosphärien (Hertwig 1898); andererseits erfolgt auch hier eine Vereinigung des gesamten Plastin- und Chromatinmaterials in einem einzigen Körper, wenn sich die Kerne zur Teilung vorbereiten. Bei den Entamöben tritt in diesem Falle nur ein Teil zu einem Binnenkörper zusammen. Wenn Dobell für den Kern von *Entamoeba ranarum* das Fehlen eines Caryosoms im Gegensatz zu Grassi (1881) besonders betont, so kann ich darin nur eine Bestätigung meiner Anschauung erblicken.

Ganz ähnliche Vorgänge konnte Siedlecki (1905, 1907) bei *Caryotropha mesnili* feststellen. Hier findet zwischen zwei Vermehrungsperioden eine Überführung der chromatischen Rindensubstanz des Caryosoms in den aktiven, fein verteilten Zustand statt, die solange anhält, wie das Wachstum des Tieres dauert. Aus der erhalten gebliebenen Marksubstanz baut sich nun ein neues Caryosom auf, das während der folgenden, zur ungeschlechtlichen Vermehrung führenden Kernteilungen jedesmal gleichmäßig verteilt wird. Es lassen sich bei *Caryotropha* die „cyklischen Vorgänge" sehr klar und eindeutig in der Weise feststellen, wie ich sie als wahrscheinlich für die Entamöben hinstellte. Nur scheint bei diesen der Prozeß im allgemeinen noch weiter zu gehen und zur Zerstäubung des gesamten Caryosomchromatins im Kernraum zu führen.

Die Daseinsberechtigung der Centriolen erblicken Hartmann und Prowazek noch darin, daß sie vermöge der ihnen anhaftenden Teilfähigkeit und Polarität die Teilung des Kernes nicht nur einleiten, sondern auch ordnend richten. Sie fügen aber auch hinzu, daß beide Eigenschaften vorderhand mechanisch unerklärbar sind. Halten wir uns zunächst an das letzte und betrachten den Mechanismus der Kernteilung. Wenn man sich die Bilder vergegenwärtigt,

die der Binnenkörper von *Amoeba verrucosa* und der Kern von *Arcella* (Khainsky 1911) in der Prophase der Teilung darbieten, so muß man Polarität und Teilfähigkeit dem ganzen Binnenkörper oder Kern zuschreiben. Versieht man die beiden Kerne mit Centriolen, so können diese einmal die Pole der Teilungsfigur einnehmen; dort müssen sie leicht nachweisbar sein. Fig. 28 bei Khainsky zeigt deutlich, daß an den Spindelpolen bei *Arcella* Centriolen fehlen; ich habe dasselbe an Schnitten durch eine *Amoeba verrucosa* im Stadium der Fig. 17 feststellen können. Es bleibt noch die zweite Möglichkeit: die Centriolen liegen innerhalb der Spindel und entziehen sich unseren Blicken, weil sie von anderen Körnchen in der Umgebung nicht zu unterscheiden sind. Aber wie sollen sie dort wirken? Einfach nur als Reiz auf die Umgebung? Etwa so, daß ihr Auseinanderweichen die einzelnen Waben veranlaßt, sich in der Richtung der Centrodesmose zu strecken? Oder sollen sie den Binnenkörper „zerstemmen"? Eine derartige Kraftentfaltung ist mir für so winzige Körnchen trotz der Schemata von Jollos (1909) unwahrscheinlich. Ich kann mir wohl vorstellen, daß sich in der Zelle polar gerichtete Strömungen oder in anderen Fällen Attraktionsphären finden, die die Kernteilung bewirken. Aber ich kann mir diese Centren auch ohne ein morphologisch sichtbares Substrat denken, wie es die Centriolen sind. Wie stark solche Inhaltsgebilde in Sphären variieren können, das geht deutlich aus den Bildern hervor, die Herr Mulsow aus dem hiesigen Institut bei einer neuen *Monocystis* aus dem Regenwurm erhielt. Da die Arbeit zugleich mit der vorliegenden zur Veröffentlichung gelangt, so kann ich mich mit diesem kurzen Hinweis begnügen.[1])

Aus der soeben zu Ende geführten Besprechung geht hervor, daß das allgemeine Vorhandensein von Centriolen im Caryosom aller Protozoen nicht nur nicht bewiesen, sondern unwahrscheinlich ist. Ein abschließendes Urteil darüber kann jedoch erst gefällt werden, wenn wir über größeres Beobachtungsmaterial verfügen, das nicht allein von Hartmann und seiner Schule stammt. Denn gerade hier spielt die subjektive Überzeugung eine große Rolle.

Wenn ich jetzt den Centriolen sehr skeptisch gegenüberstehe, so ist das das Resultat meiner Untersuchungen. Als ich sie begann, war ich — allerdings nur auf Grund von Literaturstudien — von

[1]) Die Arbeit ist inzwischen erschienen unter dem Titel: „Über Fortpflanzungserscheinungen bei *Monocystis rostrata* n. sp." Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911.

den Centriolen überzeugt. Man kann mir daher nicht den Vorwurf machen, daß ich voreingenommen gewesen wäre. Ich habe meine Untersuchungen ganz selbständig begonnen und zu Ende geführt und erst als schon ein großer Teil der Zeichnungen fertig vorlag, meine Anschauungen Herrn Geheimrat Hertwig und Herrn Prof. Goldschmidt an meinen Präparaten entwickelt.

Den von Hartmann und seinen Schülern angeführten Fällen fehlt meist deshalb die Übergangskraft, weil es sich dabei nicht um zusammenhängende Reihen handelt. Man kann das Fehlen der Centriolen da, wo sie eigentlich vorhanden sein sollten, nicht einfach mit dem Ausdruck „verbacken" abtun; feine Verbindungsfäden zwischen den Caryosomteilen dürfen nicht ohne weiteres als Centrodesmosen beansprucht werden; am allerwenigsten aber sollte auf die Mangelhaftigkeit der Präparate hingewiesen werden.

Viel, gleichmäßig und gut gefärbtes Material ist ein Haupterfordernis. Vor allem sollte man mehr Mühe auf die Anfangsstadien verwenden, die bisweilen recht rasch aufeinander zu folgen scheinen und sich dementsprechend selten in den Präparaten finden. Als vorbildlich möchte ich die Reihe hinstellen, die Keysselitz von *Oxyrrhis* gibt. Nun wird man sagen, daß die Centriolen oft gleich nach ihrer Teilung „undeutlich" werden. Auch das mag noch gelten, zu den sicheren gehören derartige Fälle jedoch nicht. Zweifelhaft sind alle Centriolen, die sich nicht kontinuierlich verfolgen lassen.

Es ist nicht meine Absicht, das Vorkommen von Centriolen bei Protozoen überhaupt in Abrede zu stellen. Nur dagegen wende ich mich, daß das Caryosom der Protozoen i m m e r ein Centriol enthalte.

Am meisten Berechtigung scheinen mir die Centriolen noch für die Mastigophoren zu haben, weil hier die Genese der Geißel von einem im Caryosom eingeschlossenen Körnchen in einigen Fällen sicher zu stehen scheint.

Es mag auch sein, daß ich im vorstehenden manchmal übers Ziel hinausgeschossen bin. Dieser Fehler wäre vollkommen aufgewogen, wenn man künftig im Auffinden von Centriolen etwas vorsichtiger verführe.

Daß sich „Centriolen" recht leicht finden lassen, mögen die oben S. 77 angeführten Beispiele von Swellengrebel und Schepotieff zeigen, von denen der erste noch weniger Grund als der zweite hatte, sie herbeizuziehen. Wie sich Haase (1910) damit befaßt, lasse ich hier folgen: wenn der Binnenkörper von *Euglena sanguinea* sanduhrförmig ist, färbt sich der mittlere Abschnitt etwas dunkler als die Endstücke. Dieser „Zwischenkörper" (wie ihn die Verf. nennt) muß nun

etwas Besonderes darstellen. „Vielleicht ist in ihm ein Centriol verborgen, das dann bei diesen vegetativen Teilungen seine Kräfte stemmend entfaltet.“ Da „die Chromosomen schon auseinandergewichen, wenn auch noch durch Desmen verbunden sind, so dürfte man das Centriol doch eben in der Mitte suchen müssen. Es teilt sich wohl dann und wandert den Chromosomen nach.“

Man kann wohl kaum mehr Unwahrscheinlichkeiten aneinanderreihen, als es hier zugunsten einer vorgefaßten Meinung geschehen ist. Ganz unverständlich bleibt mir die Leichtigkeit, mit der sich die Verf. über die heute geltende Auffassung von der Wirkungsweise der Zentren hinwegsetzt, indem sie ihre Centriolen sich nach den Chromosomen teilen läßt.

Es wäre sicher zu beklagen, wollte man jetzt nachträglich in der Protozoologie die Centrenfrage aufrollen. Rund 20 Jahre hat es gedauert, bis die Cytologen sich von dem Vorurteil frei machen konnten, daß jede Zelle ein Centrosom enthalten müsse. Bevor man in der Protozoologie in den gleichen Fehler verfällt, sollte man sich doch die Sätze vergegenwärtigen, die Boveri (1900) gleichsam als abschließendes Urteil in dieser Angelegenheit schrieb: „Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die karyokinetische Teilung nicht in allen Zellen unter Beteiligung von Centrosomen abläuft. Die Centrosomen sind sicher nicht Gebilde von der Wertigkeit der Chromosomen. Man braucht nur an die Verhältnisse bei vielen Protozoen, den meisten Pflanzen, in den Ovocyten vieler Tiere zu denken, um zu erkennen, daß es sich in den Centrosomen um Gebilde zur Erzeugung gewisser Effekte handelt, die durch andere Einrichtungen ersetzt werden können; Einrichtungen, die zum Teil wahrscheinlich als Vorstufen für das Auftreten typischer Centrosomen anzusehen sind, so daß das Homologon dieser Körperchen angegeben werden kann, während andere Zellen sich von Anfang an in ganz anderen Bahnen entwickelt haben mögen.“

b) Kerndualismus.

Als Homologon der Centrosomen betrachten Hartmann und Prowazek das Caryosom der Protozoen. Ja sie erblicken in ihm einen zweiten Kern, der im Hauptkern eingeschachtelt ist.

Diese Anschauung hat neuerdings Hartmann (H. und Chagas 1910a) aufgegeben. Als doppelkernig läßt er jetzt unter den Protozoen nur noch die Trypanosomen, die Heliozoen und *Paramoeba* gelten, also Formen, bei denen „zwei verschieden differenzierte Kerne in der Zelle vorhanden sind.“ Das „Amphicaryon“ dagegen

(Beispiel: *Amoeba tachypodia*) betrachtet er als einen einzigen Kern, der eine „circumpolare Differenzierung" zeigt, „. . . der Begriff des Kernes wird an das Vorhandensein eines Centriols geknüpft."

Die folgenden Ausführungen werden von der Wandlung des Begriffes Doppelkernigkeit nicht berührt. Sie richten sich gegen die einheitliche Auffassung der Binnenkörper der Protozoen als „Caryosome", die Hartmann heute noch entschiedener vertritt als früher: „. . . man kann . . . jetzt den Begriff des Caryosoms direkt von dem Vorhandensein eines Centriols abhängig machen und ihn dadurch schärfer fassen und von chromatischen Nucleolen (Amphinucleolen unterscheiden".

Sieht man von den Centriolen ab — und ich glaube nachgewiesen zu haben, daß man das darf — so geht schon aus dem angeführten Satz hervor, daß die Binnenkörper auch echte Nucleolen sein können. Und in der Tat: die Binnenkörper haben, soweit wir das heute aus ihrem Verhalten bei der Teilung und während der geschlechtlichen Vorgänge wissen, ganz verschiedene Wertigkeit.

Bei *Amoeba tachypodia* gibt der Binnenkörper allein die als Centren fungierenden Polkörper ab, während die Chromosomen dem Außenchromatin entstammen. Bei *A. verrucosa* entstehen aus dem Binnenkörper die Polkörper und die Chromosomen; ähnlich ist es bei *A. platypodia*, nur sind hier die Polkörper stark reduziert. *A. lamellipodia* bildet keine Polkörper, der achromatische Teil ist das Homologon der Centrosomen.

Die Sonderung des Chromatins in zwei Gruppen, wie sie während der Kernteilung *A. verrucosa* und *A. platypodia* zeigen, findet sich auch bei *A. limax*, bei den von Nägler untersuchten Amöben, bei *A. proteus*, *Entamoeba ranarum* und *E. muris*. Noch deutlicher tritt die Duplizität des Chromatins bei *A. tachypodia*, *A. diplomitotica*, *A. diploidea* und *A. crystalligera* hervor, indem sie auch im ruhenden Kern erhalten bleibt, so daß der Binnenkörper ein reines Nucleolocentrosom darstellt, wie wir es von den Englenoideen schon lange kennen und wie es auch *Entosiphon* (Prowazek 1903), *Polytomella* (Aragão 1910) und (nach meiner Überzeugung) *Prowazekia cruzi* besitzen. Eine Kernteilung, die sich mit dem zuerst angeführten Typus (*A. verrucosa*) vergleichen ließe, ist bei Flagellaten bis jetzt nicht beschrieben. Wenn Hartmann und Chagas *Spongomonas* dorthin stellen, so kann ich ihnen nicht zustimmen. Diese Form gehört sicher zu ihrem Typus III, von dem sie sagen: „Bei der Mitose . . . wird das Caryosom vollkommen aufgelöst". Das zeigen die Fig. 31

bis 33 ganz deutlich. Fig. 30 dürfte nach meiner Meinung den Anfang der Auflösung darstellen und wäre dann etwa meiner Fig. 53 gleichzusetzen.

Ein klares Beispiel einer solchen Mitose gibt uns *A. lamellipodia*. Die Äquatorialplatte baut sich aus dem gesamten Chromatin des Binnenkörpers auf, so daß von einem Kerndualismus wie er sich in den lokomotorischen Polkörpern und der generativen Äquatorialplatte in den oben angeführten Fällen äußert, nicht die Rede sein kann. Vielmehr besorgt, wie bei den Metazoen, die achromatische Substanz, die eine Spindel bildet, ganz allein die Kernteilung.

Dieser Typus läßt sich aus den beiden vorhergehenden leicht ableiten, wenn man als Zwischenstufen *A. proteus* und *A. platypodia* benutzt. Die stark chromatischen Polkörper der *A. tachypodia* und *A. verrucosa* usw. sind bei ihnen bedeutend reduziert, auch bei *A. lamellipodia* sind die Spindelpole anfangs bisweilen mit Chromatin besetzt (Fig. 59), das aber später regelmäßig verschwindet.

Nimmt man nun weiter an, daß die chromatischen Polkappen durch ähnliche Verdichtungen aus achromatischer Substanz ersetzt werden, so haben wir einen Zustand, wie ihn die Kernteilungen der nicht encystierten Actinosphärien darbieten.

Es läßt sich demnach schrittweise die Abnahme des Chromatins in den Polkörpern und als Folgeerscheinung das Hervortreten des Achromatins verfolgen. Da wir nun wissen, daß dieses der Sitz der Kräfte ist, die die Teilung bewirken, so sehe ich nicht ein, weshalb man in den chromatischen Polkörpern noch ein Centriol suchen soll. Der Binnenkörper enthält genügend achromatisches Material, das seine Teilung allein besorgen kann; und wenn er wie bei *Actinosphaerium* sein gesamtes Chromatin zur Bildung der Chromosomen abgibt, so tritt deshalb kein Centriol an seine Stelle, sondern eine breite achromatische Platte. Diese reicht unter gewöhnlichen Umständen vollkommen, aus und nur bei den Reifeteilungen wirkt außer ihr ein Centrosom mit.

Der Binnenkörper von *A. lamellipodia*, *A. binucleata*, *A. sp.* (Wenyon) und wahrscheinlich auch von *A. vespertilio* kann keinesfalls einem zweiten Kern gleichgesetzt werden, er stellt einen Amphinucleolus dar und verhält sich bei der Teilung ganz anders als das Nucleolocentrosom. Wenn man für das letztere einen besonderen Namen verwenden will, so kann man es recht gut mit Doflein (1909) als „kernartigen Binnenkörper“ bezeichnen. Nur hierauf sollte der Ausdruck „Caryosom“ beschränkt bleiben, das dann in folgender Weise zu definieren wäre: Binnenkörper, die

bei der Teilung ganz oder zum Teil als Nucleolocentrosom wirken. Man sollte sich daher stets mit der indifferenten Bezeichnung „Binnenkörper" begnügen, solange man nichts Näheres über seine Rolle bei der Kernteilung weiß.

Zwischen Caryosomen und Amphinucleolen läßt sich keine scharfe Grenze ziehen, vielmehr vermitteln Übergangsformen vom einen zum andern. Als Beispiel führe ich den Binnenkörper von *A. platypodia* an, der bei der Teilung Polkörper ausbildet, wie es die Caryosome tun können, der aber auf der anderen Seite den Amphinucleolen ähnelt, weil er sich wie sie vollkommen auflöst.

Ich stimme somit Reichenow (1910) bei, wenn er feststellt, daß man mit dem Ausdruck Caryosom bisher recht verschiedene Gebilde bezeichnet hat[1]), und ich habe diesem Umstande Rechnung getragen, indem ich vorschlug, nur die Nucleolocentrosome in Zukunft als „Caryosome" gelten zu lassen. Man darf aber meiner Meinung nach nicht so weit gehen, wie es Reichenow tut, alle Binnenkörper als Nucleolen schlechthin zu bezeichnen und dem Nucleocentrosom jede aktive Rolle bei der Kernteilung abzusprechen; „denn die von ihm bei der Teilung gebildete hantelförmige Figur kann auch zustande kommen, wenn das Gebilde durch die auseinanderweichenden Kernhälften auseinandergezogen wird". Der Unterschied zwischen den einzelnen Modifikationen der Binnenkörper ist nach Reichenow allein bedingt durch die Menge des Chromatins, mit dem der Nucleolus infiltriert ist. Wenn es sehr viel ist, dann wird es bei der Teilung nicht aufgebraucht und der Binnenkörper wird gleichfalls auseinandergezogen.

Gegen eine solche Auffassung scheint mir besonders das Verhalten des Binnenkörpers von *Amoeba tachypodia* während der Prophasen der Teilung zu sprechen. Die Ansammlung des Außenchromatins in der einen Kernhälfte dürfte sicher auf einen Einfluß des Binnenkörpers zurückzuführen sein. Mithin leitet er die Teilung ein, und auch in ihrem weiteren Verlauf scheint das Nucleolocentrosom die aktiv wirkende Substanz zu liefern, wie ich oben S. 47 f. näher ausgeführt habe. Um nun noch auf zwei Fälle hinzuweisen (sie sind in Doflein's Lehrbuch auf S. 146 nebeneinander abgebildet): auch bei der Teilung von *Chlamydophrys stercorea* und *Coccidium schubergi* dürfte der Binnenkörper eine aktive Rolle spielen.

[1]) Man vergleiche auch, was Dobell (1909 b) über das Caryosom sagt. Nach ihm ist es „a structure of physiological significance in many cases, and as such a structure which cannot be homologized throughout the Protozoa".

Zweifellos sind die Nucleolocentrosome bei Protozoen weit ververbreitet. Außer bei Amöben und Flagellaten finden sie sich vor allem bei Coccidien. Nur ausnahmsweise trifft man ein „Caryosom" in den Kernen der Sporozoiten (*Caryotropha mesnili* (Siedlecki 1905, 1907)), in den übrigen Fällen wird es erst ausgebildet, nachdem der Sporozoit in eine Wirtszelle eingedrungen ist. Bei *Adelea zonula* (Moroff 1907) bezeichnet man wohl richtiger das „Nucleolocentrosom" als Caryosom und nimmt das „Caryosom" als Ansammlung von Stoffwechselprodukten, wie es Moroff tut. Dadurch verliert der Fall seine Sonderstellung und läßt sich ungezwungen unter die übrigen Coccidien einreihen. Es handelt sich dann einfach um eine Parallele zu *Coccidium* und *Cyclospora*, bei denen ja das Caryosom im Merozoiten nachweisbar ist. Endlich ist auch bei Myxosporidien in einem Falle ein Nucleolocentrosom beschrieben worden und zwar für *Ceratomyxa drepanopsettae* (Awerinzew 1909a); wie bei *A. tachypodia* bleibt die Sonderung der beiden Chromatinsorten im ruhenden Kern erhalten.

Dagegen sind die Binnenkörper von *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz (1908b) und *Sphaeromyxa sabrazesi* (Schröder 1907) als Amphinucleolen aufzufassen. Dasselbe gilt für alle Gregarinen. Die „Schizogonie", die Awerinzew (1909b) für eine Gregarine aus dem Darm von *Amphiporus* beschrieb, ist einstweilen zu unsicher, um als Ausnahme angeführt zu werden. Der Binnenkörper von *Haemogregarina stepanowi* (Reichenow 1910) kann gleichfalls nicht als „Caryosom" in obigem Sinne aufgefaßt werden, und Reichenow bezeichnet ihn deshalb ganz richtig als „Nucleolus". Ebenso steht es mit dem „Caryosom" von *Plasmodium vivax* (Schaudinn 1903), das sich ganz wie der Amphinucleolus der *A. lamellipodia* bei der Teilung verhält, wie aus Schaudinn's Fig. 61—68 klar hervorgeht.

Ich habe oben an der Reihe *A. tachypodia* — *A. lamellipodia* — *Actinosphaerium* erläutert, wie durch die allmähliche Abnahme des Chromatins die tatsächlich aktive achromatische Substanz immer deutlicher hervortritt. Die starke Belastung des Achromatins mit Chromatin ist eine Folge der vollkommenen Selbständigkeit der Protozoenzelle. Da der gleiche Organismus alle animalischen und vegetativen Funktionen verrichten muß, so braucht er eine größere Menge desjenigen Materials, das den Verlauf der Lebensfunktionen des Protoplasmas beeinflußt, d. h. er braucht mehr Chromatin. Die viel abhängigere Metazoenzelle kann sich mit einer geringeren Menge begnügen. Wir sehen daher, daß die Protozoenzelle in dem Augenblicke, wo sie zur Geschlechtszelle wird, sich des nunmehr über-

schüssigen Chromatins entledigt, ein Vorgang, den Siedlecki als „Epuration nucléaire“ bezeichnet hat. Ich werde darauf in einer späteren Arbeit noch näher eingehen und dort auch diesen zweiten Kerndualismus der Protozoenzelle einer Besprechung unterziehen.

c) Centrosomen.

Über die Phylogenie des Centrosoms gibt es zwei Hypothesen. Die eine nimmt als Ausgangspunkt eine Zelle mit zwei ursprünglich gleichen Kernen, von denen sich der eine unter Verlust des Chromatins zum Centrosom entwickelt, das dann seine kinetische Wirkung am anderen Kern entfaltet, während dieser auf sein eigenes diffuses Zentrum verzichtet. Die andere betrachtet die Centrosomen „als aus dem Kern ausgetretene Teile achromatischer Substanz (Hertwig 1898), sie geht in ihrer reinsten Fassung (Boveri 1900) von einem einkernigen Zustand aus.

Die Zweikernhypothese hat zuerst Bütschli (1891), dann vorübergehend Hertwig (1892) und am konsequentesten Schaudinn (1896) und Lauterborn (1896) vertreten. Später hat dann Hertwig (1898) diesen Standpunkt als einseitig bezeichnet und sich für die Möglichkeit einer verschiedenartigen Genese entschieden. „Ausgangspunkt einer ersten Entwicklungsweise ist eine Zelle mit 2 Kernen ...“, *Amoeba binucleata*; an sie schließt sich *Paramoeba eilhardi* an, bei der „der eine Kern sein Chromatin fast ganz verloren hat“. ... „Bei den übrigen Entwicklungsweisen würde ein gemeinsamer Grundzug darin gegeben sein, daß die Centrosomen Produkte desselben Kerns sind, dessen Teilung sie veranlassen.“ Hier sind zwei Möglichkeiten denkbar, die Hertwig beide berücksichtigt: 1. das spätere Centrosoma ist schon vorher als individualisierter Körper im Kern vorhanden als Nucleolocentrosoma. „Würde dasselbe aus dem Kern heraustreten, so würde ein echtes Centrosoma entstehen ...“ 2. Es sondern sich Teile der achromatischen Kernsubstanz ab und dienen als Centrosomen. Nur diese Möglichkeit berücksichtigt Boveri (1900) in seiner Betrachtung über die Entstehung der Centrosomen.

Neuerdings haben Hartmann u. Prowazek (1907) im Anschluß an Schaudinn's Ausführungen über die Kernduplizität der Protozoenzelle (1905) wieder auf die Hypothese mit einem zweikernigen Urzustand zurückgegriffen, wenn auch in etwas verändertem Sinne. Ihre Darstellung läßt gewissermaßen die Anfänge der Centrosomengeschichte, als noch zwei gleichwertige Kerne vorlagen, unberücksichtigt und beginnt erst mit dem Zeitpunkte, wo die beiden Kerne schon zu einem einheitlichen „Centronucleus“ (Boveri) vereinigt sind.

Nach ihrer Auffassung ist der Kern der Protozoen ein Amphicaryon. Er enthält als Homologon des Centrosoms das Caryosom, das als zweiter Kern in den Hauptkern eingeschachtelt ist.

Ich will im folgenden zu zeigen versuchen, wie man die einzelnen Entstehungsweisen des Centrosoms, die Hertwig nebeneinander stellte, hintereinander anordnen und die eine aus der anderen ableiten kann. Mit anderen Worten: ich will nachweisen, wie man die Zweikernhypothese mit der Einkernhypothese ungezwungen verknüpfen kann. Ja ich glaube, daß weder die eine noch die andere für sich allein zur Erklärung ausreicht, wohl aber ist die erste die notwendige Ergänzung der zweiten.

Auch Boveri meint, daß sein Erklärungsversuch (den ich der Kürze halber als „Einkernhypothese" bezeichnet habe) einer Ergänzung bedürfe. Er faßt seine Anschauung in dem Satze zusammen, den zuerst R. Hertwig aufstellte, daß „das Centrosoma als ein selbständig gewordener Kernteil aufzufassen" sei, und fährt dann fort: „Doch wird man sich hierbei klar sein müssen, daß durch diesen Satz nur eine Etappe in der Geschichte des Cytocentrums ausgedrückt ist; er darf nicht so aufgefaßt werden, als enthalte er eine endgültige Aussage über den Ursprung der Centrosomen."

Der Ausgangspunkt meiner Reihe ist eine Zelle mit zwei vollkommen gleichen Kernen, die nach der Boveri'schen Terminologie als Centronuclei zu bezeichnen wären. Diese beiden Kerne vereinigen sich zu einem Amphinucleus, wobei zugleich eine Differenzierung der beiden Komponenten erfolgt, die als Arbeitsteilung aufzufassen ist. Der eine Kern übernimmt die Tätigkeit des Centrosoms, der andere gibt die Chromosomen. Wie der Amphinucleus entsteht, wissen wir nicht, wohl aber wie er aussieht.

Es ist ein Kern mit Binnenkörper (Nucleolocentrosom) und Außenchromatin, wie ihn *Amoeba tachypodia* besitzt. Dieser Kernbau ist daher als die ursprünglichste Modifikation des Protozoenkernes aufzufassen und nicht erst als Typus II, wie Hartmann u. Chagas annehmen.

Gehen wir einen Schritt weiter, so wird die Verschmelzung der beiden Komponenten inniger und sie sind daher im ruhenden Kern nicht mehr zu erkennen, wohl aber verrät sie die Teilung. Es sind die Kerne mit kernartigem Binnenkörper (Nucleolocentrosom) ohne Außenchromatin („Caryosomkerne", Typus I bei Hartmann u. Chagas). Als Beispiel diene *A. verrucosa*.

Etwas höher steht der Kern von *A. platypodia*, dessen Polkörper schon viel Chromatin eingebüßt haben. Ich deute das so: der als

Centrosom fungierende Kern gibt allmählich sein Chromatin ab und bildet dafür sein Achromatin weiter aus, während sein Partner die umgekehrte Entwicklung einschlägt

Noch weiter vorgeschritten ist der Kern von *Amoeba lamellipodia*, dessen „Centrosoma" alles Chromatin verloren hat, der „chromatische Nucleus" liefert die Chromosomen. Wir sind damit beim „achromatischen Centrosom" angelangt, zu dem nur die Zweikernhypothese führen kann.

Von hier ab können wir uns mit der Einkernhypothese die weitere Entwicklung klar machen. Ein Teil der achromatischen Substanz wird zu einem bestimmten Gebilde individualisiert, das als Centrosom nunmehr in der endgültigen Form ins Plasma hinaustritt und zu einer Strahlenerregung fähig ist.

Für diese letzte Etappe in der Herausbildung der Centrosomen finden wir ebenfalls Beispiele bei den Protozoen. Eins hat schon Hertwig (1895) angeführt: bei der Teilung des Nebenkerns von *Parmaecium caudatum* werden die Spindelenden durch breite Polplatten achromatischer Substanz eingenommen. Sie entstammen einer achromatischen Calotte, die dem ovalen ruhenden Kern an einem Ende aufsitzt. Wir haben es hier also schon mit ständig vorhandenen Gebilden zu tun, im Gegensatz zu den Polplatten an den Spindeln der Actinosphaerien und zu den Polknöpfen bei *Euglypha alveolata* (Schewiakoff 1888), die nur während der Teilung abgesondert werden. Noch aber fehlt den Centrosomen die Fähigkeit der Strahlenerregung, die sie erst nach dem Übertritt ins Plasma erhalten.

Für diesen Vorgang bieten die Heliozoen ein schönes Beispiel. Die erste Kenntnis darüber verdanken wir den Untersuchungen Schaudinn's (1896 b) an *Acanthocystis*. Bei der Knospung entstehen zunächst Tiere mit Kern, aber ohne Zentralkorn. Dann entsteht im Kern ein Centrosom, das ihn später verläßt, um den Achsenfäden der Pseudopodien als Stützpunkt zu dienen. Bei der Kern- und Zellteilung fungiert das Zentralkorn als Centrosom. Es teilt sich nach Auflösung der Achsenfäden, die einheitliche Strahlung des Körperplasmas geht in eine Doppelstrahlung über. Inzwischen hat sich aber der Kern aufgelöst und bildet eine kurze, linsenförmige Spindel mit Chromosomen auf dem Stadium der Äquatorialplatte. Jetzt erfassen ihn die Strahlensysteme der beiden Centrosomen, die Kernmembran verschwindet und die nun vorliegende Spindel ist der typischen Metazoenspindel gleichzusetzen. „Das sphärenerregende Centrosom macht seinen Einfluß gleichzeitig im Kern und im Protoplasma geltend" (Boveri).

Diese Verhältnisse hat neuerdings Zuelzer (1909) bei einer anderen Heliozoe, *Wagnerella borealis*, bestätigen können. Interessant ist bei dieser Art der Unterschied im Verhalten des Zentralkorns bei der Teilung der Knospenkerne und bei der Teilung des ausgebildeten Tieres. Das Centrosom des Knospenkernes, das kurz vorher in ihm entstanden und verblieben ist, teilt sich und tritt an die Pole der Spindel, erzeugt aber noch keine Strahlung im Protoplasma. Diese findet sich dagegen sehr schön ausgebildet bei der Teilung des fertigen Tieres, die durch ein Zentralkorn vermittelt wird, das sich schon einige Zeit im Protoplasma befand. Wir sehen somit sehr deutlich, daß erst der Übertritt ins Körperplasma das Centrosom zur Strahlung befähigt.

Damit bin ich am Schluß meiner Betrachtung über die Phylogenie des Centrosoms angelangt. Ich möchte nur noch auf einen Punkt hinweisen, der ebenfalls für die Richtigkeit der von mir aufgestellten Reihenfolge spricht: Wenn es richtig ist, daß der Zweck der Kernteilung in einer möglichst genauen Halbierung des Chromatins besteht, so muß d e r Zustand der am höchsten entwickelte sein, in dem alle färbbare Substanz durch Chromosomenspaltung verteilt wird. Die aufgestellte Reihe läßt auch in dieser Richtung die fortschreitende Vervollkommnung erkennen. Während auf der untersten Stufe noch etwa die Hälfte des Chromatins amitotisch geteilt wird und die andere noch recht unvollkommen (*A. tachypodia*), finden wir diesen Zustand zwar auch noch auf der nächsthöheren (*A. verrucosa*); daneben jedoch können wir eine Änderung des Verhältnisses zugunsten des in die Äquatorialplatte eingehenden Chromatins feststellen (*A. platypodia*). Auf der höchsten Stufe wird alle Vererbungssubstanz durch Chromosomenspaltung den Tochterindividuen übermittelt (*A. lamellipodia*).

Ich habe schon oben kurz darauf hingewiesen, daß Hartmann und Chagas die Kernformen und Mitosen in anderer Weise aneinander reihen, als ich es getan habe. Die Autoren gehen ebenfalls von einem Amphinucleus aus. Anstatt aber eine Form an den Anfang zu stellen, die beide Komponenten auch im Ruhekern getrennt zeigt (*A. diplomitotica*), bringen sie diese erst an zweiter Stelle; an die erste setzen sie die „Caryosomkerne", deren Doppelnatur sich nur während der Teilung offenbart. Die „Kerne mit dauerndem Außenkern" leiten sie aus dem vorhergehenden Typus dadurch ab, daß sie die äußerste Schicht des Caryosoms, auf die in manchen Fällen auch im Ruhekern das generative Material beschränkt sei (?) sich abgetrennt denken, „so daß sie dann dauernd im Außenkern läge."

Diese der meinen genau entgegengesetzte Seriierung erklärt sich aus der neuen Fassung des Begriffes „Doppelkernigkeit“ (vgl. S. 95). Hartmann läßt jetzt nur noch die Trypanosomen unter den Flagellaten als „doppelkernig“ gelten. Die von Hartmann und Chagas aufgestellte Reihe bezweckt die Herausarbeitung der zweikernigen Formen aus den einkernigen: zuerst der einheitliche Kern („Caryosomkern“), dann die Trennung innerhalb des Kerns („Caryosomkern mit Außenchromatin“) — als letztes Glied müßte die Scheidung in zwei Kerne kommen. Daß Typus III von Hartmann und Chagas (Spindel ohne Polkörper) an dritte Stelle gehört, bedarf wohl nach meinen obigen Ausführungen keines Beweises mehr. Trotzdem muß man, wenn man sich das Einteilungsprinzip der Verf. zu eigen macht und konsequent durchführt, diesen Typus III noch vor ihrem Typus I einreihen. Denn nicht die Tatsache, daß die Kerne vom Typus III im Ruhezustand Außenchromatin besitzen, kann das Entscheidende für die Seriierung sein, sondern ihr Verhalten während der Teilung. Berücksichtigt man dieses, so erhält man folgende Reihe: achromatische Spindel (Typus III), achromatische Spindel mit Polkörpern (Typus I), achromatische Spindel mit Polkörpern, aber diese sind auch im ruhenden Kern von der Substanz der Chromosomen getrennt (Typus II). Man könnte also in dieser Reihe das Auftreten und Selbständigwerden des zweiten Kernes verfolgen, und wenn man die Kernformen der Amöbinen genau so anordnete, dann wäre die doppelkernige *Paramoeba*[1]) der natürliche Endpunkt der Reihe: die beiden im Typus II noch zu einem gemeinsamen Ruhekern zusammentretenden Komponenten bilden bei *Paramoeba* nach der Teilung zwei selbständige Kerne. Während der Teilung verhalten sie sich dagegen wie ein Kern, genauer: wie ein Kern vom Typus II.[2])

Man kommt somit auch bei dieser — nach meiner Meinung verkehrten — Seriierung zu dem Schluß, daß der Nebenkörper von *Paramoeba* der als Polkörper auftretenden Komponente der übrigen Amöbenkerne homolog ist; mithin daß auch diese Kerne „doppelkernig“ sind.

[1]) Wenn man freilich den Begriff „Kern“ so faßt wie Hartmann und Chagas, d. h. nur dann von einem „Kern“ redet, wenn er auch ein Centriol enthält, so kommt man bei *Paramoeba* zu ganz seltsamen Feststellungen. Nur der Nebenkörper könnte ein Centriol enthalten, nicht aber der Kern, da er ja passiv seinem Teilungsorgan, dem Nebenkörper, folgt. Daraus würde aber folgen, daß der Kern kein „Kern“ wäre, daß der Nebenkörper dagegen ein „Kern“ sein könnte! Und *Paramoeba* wäre nicht doppelkernig, sondern im günstigsten Falle $1^1/_2$ kernig!

[2]) Man vergleiche die Prophasen von *Paramoeba* und *Amoeba tachypodia*; ferner die Metaphase von *Paramoeba* und *Polytomella* (Aragão 1910).

Für die Entstehung des merkwürdigen Kerndualismus bei *Paramoeba* bieten sich zwei Möglichkeiten dar: 1. die ursprünglichen Centronuclei sind getrennt geblieben, das „Zentrum" hat seine Entwicklung" daher neben dem „Nucleus" durchgemacht; 2. es hat eine Vereinigung bestanden, aber die eine Komponente des Amphinucleus ist selbständig geworden, nachdem ihre Umwandlung zum „Zentrum" schon etwas vorgeschritten war. Nach meiner Überzeugung hat die erste Annahme mehr Wahrscheinlichkeit für sich. Die Kernverhältnisse bei *Paramoeba* sind demnach neben die von *A. tachypodia* zu stellen; vielleicht sind sie etwas primitiver. An *Paramoeba* wäre dann *A. crystalligera* anzuschließen, die uns die sehr primitive Teilung eines Amphinucleus erhalten hat; nach ihr käme *A. tachypodia*.

Meine Auffassung von der Entstehung der Centrosomen läßt sich etwa in folgender Weise formulieren: In einem Amphinucleus bildet sich der eine Kern zum reinen Nucleus aus, während der andere zum Zentrum wird. Die erste Etappe in der Entwicklung ist erreicht, wenn das Zentrum sein gesamtes Chromatin verloren hat und nur noch durch sein Achromatin vertreten ist. Dieser Zustand bedeutet für die meisten Protozoenkerne den Höhepunkt der Entwicklung. Einige jedoch und die überwiegende Mehrzahl der Metazoenkerne differenzieren aus dieser achromatischen Substanz ein selbständig auftretendes und zur Sphärenbildung befähigtes Centrosoma heraus.

Das so entstandene Centrosoma, also der phylogenetisch älteste Typ, ist ein vollkommen homogenes Gebilde. Das Centrosoma im Sinne Boveris, das ein Centriol eingeschlossen enthält, stellt einen besonderen Typus dar. Es bedeutet die höchste Entwicklungsstufe des Centrosoms überhaupt. Im Einklang hiermit steht die Tatsache, daß derartige Centrosomen sich ausschließlich in Eizellen und jungen Furchungszellen finden, in Zellen, von denen wir annehmen dürfen, daß sie an die Wirkungsweise des Centrosoms besondere Anforderungen stellen. Ein Bedürfnis nach Ausbildung eines Centriols wird besonders dann vorhanden sein, wenn das Centrosoma eine bedeutende Größe erreicht.

Gleichsam das ontogenetische Beispiel für eine derartige Phylogenie des Centrosoms, wie ich sie eben schilderte, liefert das *Actinosphaerium*. Hertwig (1898) faßt seine Befunde in folgender Weise zusammen: „Centrosomen vergrößern sich und wachsen zu Centrosphären heran. In diesen treten Centriolen

auf . . .“ Die Centriolen sind also etwas Sekundäres und es „muß die größere morphologische Bedeutung den Centrosomen eingeräumt werden“. Zweifelhaft bleibt, „ob die Zentralkörper resp. Centriolen schon bei allen Tieren den Charakter von Dauergebilden gewonnen haben oder ob es nicht zahlreiche Fälle gibt, in denen Centriolen als Verdichtungen im Innern von Centrosphären bei jeder Teilung neu entstehen“.

Zu gleichen Anschauungen bin ich durch die von mir oben aufgestellte Reihe geführt worden. Auch Gurwitsch (1904) sieht „in der Differenzierung eines Centriols innerhalb eines größeren Gebildes, des Centrosomas, eine nur sekundär entstandene, vielleicht durch Größenverhältnisse bedingte Ausbildung des Teilungsorganes“.

Durch die soeben beendeten Ausführungen tritt der Unterschied zwischen meiner und der Hartmann'schen Auffassung von der Natur des Centriols am schärfsten hervor.[1])

3. Amitose, Promitose, Mitose.

Als Beispiele für eine Amitose galten bisher bei Protozoen *Amoeba polypodia* (F. E. Schulze 1875) und *A. crystalligera* (Schaudinn 1899). Nägler führt für diese beiden Fälle eine neue Bezeichnung. „Promitose“, ein und definiert sie als „Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose, noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleolocentrosoms, des Caryosoms“.

Ich nehme den Namen an, da er sicherlich dem Wesen der genannten Kernteilungen mehr entspricht als das Wort Amitose. Immerhin muß man sich klar sein, daß die Anwendung des Ausdrucks Promitose zu einer künstlichen Trennung von prinzipiell gleichen Teilungsmodi führt. Ein Beispiel mag das erläutern. Die Teilung der *A. tachypodia* und die von *A. limax* und *A. verrucosa* sind offenbar gleichwertig. Und doch wird man die erste als Promitose, die beiden anderen als Mitose bezeichnen müssen. Den hieraus entstehenden Nachteil wiegt aber der Vorteil auf, daß wir durch das Wort Promitose eine kurze Bezeichnung für die Teilung der primitiven Form des Amphinucleus (vgl. den Abschnitt „Centrosom“!) erhalten.

Wenn freilich Nägler meint, daß es von der Promitose zur Amitose ein sehr großer Schritt sei, so kann ich ihm nicht bei-

[1]) Man vergleiche hierzu die Ausführungen von Mulsow, Archiv f. Protistenk. Bd. 22, 1911, S. 40 u. 41 (Anmerkung bei der Drucklegung).

stimmen. Für ihn ist das nicht anders möglich, weil er die Promitose unter der Wirkung von Centriolen sich vollziehen läßt. Ich glaube nachgewiesen zu haben, daß die Existenz der Centriolen auf recht schwachen Füßen steht. Wenn man daher von ihnen absieht und die Teilung der *A. crystalligera* unvoreingenommen betrachtet, so ist die Übereinstimmung mit der Amitose sehr auffällig. Nur muß man bedenken, daß es sich bei der *A. crystalligera* eben um zwei ineinander geschachtelte Kerne handelt, daher die Verdoppelung des Bildes. Ob das bei *A. polypodia* auch der Fall ist, läßt sich heute noch nicht sagen, da wir ihre Teilung nur nach einer Beobachtung im Leben kennen; möglich ist es jedoch, denn nach Schaudinn läßt *A. crystalligera* im Leben auch nur einen sich hantelförmig teilenden Nucleus erkennen. Wir haben also auf der niedrigsten Stufe der Kernteilung eine regelrechte amitotische Teilung beider Komponenten des Amphinucleus.

Von hier aus läßt sich die weitere Entwicklung schrittweise verfolgen. Allmählich beschränkt sich die amitotische Teilung immer mehr auf den Binnenkörper, das „Centrosom", während die zweite Kernkomponente, die ja den generativen Teil darstellt, auf eine exaktere Verteilung ihres Chromatins hinarbeitet und schließlich bei der Chromosomenspaltung den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht.

Ich will hier nur ein paar Beispiele für den Anfang der Reihe geben. An die *A. crystalligera* wäre etwa die Kernteilung von *Coccidium schubergi* (Schaudinn 1899 b) anzuschließen. Der Binnenkörper schiebt auch hier noch das generative Material vor sich her, aber dieses teilt sich nicht mehr amitotisch als zusammenhängende Masse, sondern es sammelt sich an den Polen, nachdem es vorher regellos im Kernraum verteilt war.

Etwas weiter ist *Chlamydophrys stercorea* (Schaudinn, unpubliziert, Zeichnungen bei Doflein 1909). Das generative Material sammelt sich auf den längsgestreckten Wabenreihen zu chromosomenartigen Bildungen, die anscheinend gespalten werden. Da die Tochterplatten jedoch schneller auseinanderweichen als der Binnenkörper, so werden sie durch dessen Pole doch noch von innen erfaßt und auseinander geschoben.

Bei der *A. tachypodia* endlich teilt sich das Nucleolocentrosom schon viel energischer, so daß es nicht mehr zu einer Verlagerung der beiden Kernkomponenten in der Anaphase der Teilung kommen kann wie bei *Chlamydophrys*. Die „Chromosomen" bleiben von Anfang bis Ende zwischen ihren „Centrosomen".

Damit haben wir einen Zustand der Promitose erreicht, den man ebenso gut auch als Mitose bezeichnen kann.

Blicken wir zurück und legen uns mit Nägler die Frage vor, „ob sich die Mitose durch die Promitose hindurch aus der Amitose entwickelt hat", so brauchen wir sie nicht wie er unentschieden zu lassen, sondern können sie getrost bejahen. Die einzige Voraussetzung ist nur, daß man das Fehlen von Centriolen auch da anerkennt, wo man keine finden kann.

4. Die Abkugelung der Amöben und die Mechanik der Zellteilung.

Das Bestreben, während der Teilung Kugelgestalt anzunehmen, findet sich nicht allein bei Amöben. Bei Metazoen kennt man es schon länger. So sagt Ziegler (1895): „Es läßt sich deutlich beobachten, daß die Zellen kurz vor der Teilung sich abrunden und eine kugelige Gestalt anzunehmen streben". Bei Gurwitsch (1904) finden wir folgende Angaben: „Eine wohl am meisten in die Augen springende Veränderung der sich zur Teilung anschickenden Metazoenzellen ist ihre bedeutende Abrundungstendenz, welche unter allen Umständen und bei verschiedensten Zellformen zur Geltung kommt. Besonders auffallend ist die Erscheinung bei zylindrischen Epithelien und bei ganz flachen reich verzweigten Zellen, z. B. Bindegewebszellen der Gefäßendothelien. Wie bedeutend die Abrundungstendenz der ersteren sein kann, ergibt sich schon aus ihrer fast ständig erfolgenden Ablösung von der Basalmembran und Auslösung aus der Schlußleiste."

Aus welchem Grunde die Abkugelung erfolgt, läßt sich schwer sagen. Gurwitsch nimmt mit Reinke (1900) an, daß in der sich teilenden Zelle der Turgor eine starke Zunahme erfahre und daß dieser dann nicht nur die Abrundung veranlasse, sondern auch später bei der Zellteilung eine wichtige Rolle spiele. Das kann wohl kaum für die Amöben zutreffen. Denn die Flüssigkeitsaufnahme seitens der Zelle, die zur Erhöhung des Turgors unbedingt nötig ist, erfordert sicher eine gewisse Zeit und die Amöbe müßte sich daher allmählich abrunden. Statt dessen sieht man sie plötzlich Kugelgestalt annehmen, ja man erhält manchmal den Eindruck, als ob das Tier gleichsam zusammenschrecke.

Man könnte nun in der Abkugelung eine Gewähr für die gleichmäßige Verteilung des Plasmakörpers erblicken. Dagegen scheint mir jedoch das Verhalten der zylindrischen Epithelzellen zu sprechen.

Wenn diese sich der Länge nach teilten, so wäre damit schon eine recht genaue Halbierung des Zellkörpers gewährleistet. Die Abkugelung, die gerade hier große Widerstände zu überwinden hat, wäre dann eine ganz unnötige Kraftverschwendung.

Ich vermute, daß bei den Amöben die Abkugelung des Körpers vom Kern veranlaßt wird. Wäre sie unabhängig von ihm, dann könnte sie in jeder Phase der Kernteilung eintreten, von der Prophase angefangen bis zur späten Anaphase. Statt dessen sieht man, daß sie zu einem bestimmten Zeitpunkt erfolgt: bei *Amoeba lamellipodia* immer in der Prophase, bei den übrigen von mir untersuchten Amöben in der Anaphase der Kernteilung. Die Sonderstellung der *Amoeba lamellipodia* (und der *Amoeba vespertilio* und *Mastigella vitrea*, die sich ebenso verhalten) wird erklärlich, wenn man berücksichtigt, daß bei ihnen der Kern in der Prophase eine außerordentliche Tätigkeit entfaltet. Dem Grad der Aktivität, in der sich der Kern befindet, dürfte auch die Stärke seiner Einwirkung auf das Plasma entsprechen. Bei *Amoeba tachypodia* liegt die Periode der stärksten Tätigkeit des Kernes in der Anaphase, dann erst kugelt sich das Tier ab.

Das Unterbleiben der Körperteilung nach der Kernteilung ist nach meinen Erfahrungen an Amöben als anormal zu bezeichnen. Mit dieser Angabe stimmt die Beobachtung gut überein, daß man zwei- und mehrkernige Tiere besonders häufig in alten Kulturen findet. Auch die oben (S. 50 Anm.) erwähnte 9kernige Amöbe entstammte einer außerordentlich dicht besetzten Kultur.

Ich vermute, daß die Abkugelung auch dann eintritt, wenn die Körperteilung unmittelbar nach der Kernteilung ausbleibt. Wenigstens habe ich die späteren Teilungsstadien des Kernes nur in abgekugelten Amöben angetroffen, mit alleiniger Ausnahme von Fig. 89. Wahrscheinlich kommt nur die völlige Durchschnürung des Plasmas nicht zustande. Erfolgt die Teilung früher oder später doch noch, so ist sie — soweit mir Beobachtungen darüber vorliegen — nicht mit einer Abrundung des Körpers verbunden. Wenn das in allen Fällen zuträfe, dann ginge daraus zweierlei hervor, erstens, daß die Abkugelung nicht eine möglichst gleichmäßige Verteilung des Protoplasmas bezwecken kann und zweitens, daß nur der in Teilung befindliche Kern das Plasma zur Abkugelung veranlassen kann.

Wie wirkt nun der Kern auf das Protoplasma ein? Zunächst stellt die Amöbe ihre Bewegung ein. Auch die Heliozoen gehen während der Teilung in den Ruhezustand über, was sich bei ihnen deutlich im Einziehen der Pseudopodien äußert. Die Abkugelung

der Amöben kann nicht allein durch das Aufhören der Bewegung bedingt sein, da sich bei ihnen Ruhezustände finden, in denen der Körper keine Kugelgestalt aufweist. So bildete eine Amöbe, die ich in Reinkultur gezüchtet habe, nur ausnahmsweise Cysten von kreisförmigem Umriß, gewöhnlich stellte die Umgrenzungslinie Drei-, Vier-, Fünf-, bisweilen auch Sechsecke mit abgerundeten Ecken dar.

Die Veränderungen, die der sich teilende Kern im Protoplasma hervorruft, dürften chemischer Natur sein. Ich habe oben (S. 51) die Ansicht ausgesprochen, daß chemische Änderungen im Protoplasma, wie sie während der Geschlechtsperiode eintreten, ihren Einfluß auch im Kern geltend machen und Anlaß geben zu den sogenannten generativen Kernteilungen. Umgekehrt können chemische Prozesse, die sich im Kern abspielen, nicht ohne Wirkung auf das Protoplasma bleiben. Nun ist die Kernteilung sicherlich nicht bloß ein physikalischer Vorgang. Die Ablösung des Chromatins von der achromatischen Substanz, wie sie die Prophasen von *Amoeba lamellipodia* so schön zeigen, der Zerfall der Polkörper in der Anaphase von *Amoeba tachypodia* sind ohne chemische Umsetzungen nicht möglich.

Wenn sich die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas ändert, so wird damit zugleich die Oberflächenspannung beeinflußt. Wir wissen ja, daß dazu schon geringe Unterschiede genügen. Für das Protoplasma glaubt Bütschli (1876) annehmen zu dürfen, daß „allein schon Differenzen im Wassergehalt die Oberflächenspannung verändern." Wenn das zuträfe, dann ließe sich bei den Amöben die Ursache für die Abkugelung sogar morphologisch nachweisen: es wäre die Flüssigkeitsaufnahme seitens des Kernes. Bei *Amoeba lamellipodia* findet sie schon deutlich sichtbar in der Prophase der Teilung statt, bei den übrigen Amöben erst in der Anaphase, wenn sich der Kern energisch in die Länge streckt.

Ich möchte somit die erste Periode der Amöbenteilung, die Abkugelung, auffassen als physikalischen Vorgang, bedingt durch chemische Veränderungen. Nachweisen läßt sich davon nur, daß der Kern Flüssigkeit aus dem Plasma aufnimmt und daß sich zu gleicher Zeit die Amöbe abkugelt. Wahrscheinlich wird durch den Flüssigkeitsverlust die Oberflächenspannung des Plasmas erhöht.

Der weitere Verlauf der Körperteilung läßt sich ebenfalls mit physikalischen Gesetzen erklären. Um über die dabei wirksamen Kräfte eine Vorstellung zu erhalten, machte ich folgenden Versuch: Auf Wasser, dem ich etwas Essig zugesetzt hatte, brachte ich einen Tropfen Olivenöl von etwa 1 cm

Durchmesser und steckte durch seine Mitte zwei Nadeln; dann vergrößerte ich durch parallele Verschiebung die Entfernung zwischen beiden Nadeln. Solange diese kleiner blieb als der Halbmesser des Tropfens, trat keine Veränderung seines Umrisses ein. Erst beim Überschreiten dieser Grenze streckte sich der Tropfen zum Ellipsoid, schnürte sich dann allmählich hantelförmig durch und am Ende war jede Nadel von einem Tropfen umgeben.

Die bei diesem Vorgang wirksamen Kräfte verteilen sich auf zwei Gruppen; wir finden auf der einen Seite die Kraft, welche die beiden Nadeln voneinander entfernt und damit zugleich den Öltropfen unter Vergrößerung seiner Oberfläche in die Länge zieht — und auf der anderen die der ersten Kraft entgegenwirkende Konsistenz des Öls vereint mit der Oberflächenspannung, die dem Tropfen die kleinste Oberfläche zu erhalten strebt.

Solange der Tropfen ellipsoide Gestalt hat, kann man jeden Augenblick die Bewegung der beiden Nadeln einstellen, ohne daß die Form des Tropfens eine Änderung erleidet. Es herrscht also Gleichgewicht. Das gilt auch noch, wenn die Teilungsfurche einzuschneiden beginnt. Dann kommt jedoch ein bestimmter Punkt, ein Grenzwert für die Entfernung der beiden Nadeln, jenseits dessen ein Gleichgewichtszustand nicht mehr möglich ist. Hat man diesen Punkt nur um ein geringes überschritten und hält jetzt die Nadeln in ihrer Lage fest, so sieht man, wie die Brücke zwischen den Teilhälften des Tropfens schmäler und schmäler wird und schließlich zerreißt.

Aus alledem geht hervor, daß die Dehnung des Tropfens, die Vergrößerung seiner Oberfläche, durch den Zug hervorgerufen wird, den man durch die beiden Nadeln ausübt, während die schließliche Trennung und Abkugelung durch die Oberflächenspannung bewirkt wird und als Übergang in eine neue Gleichgewichtslage aufzufassen ist.

Die Teilung der Amöben vollzieht sich auf ganz analoge Weise. [1])

[1]) Man könnte mir einwenden, daß der Versuch, den ich angestellt habe, mit der Teilung der Amöben nicht in Analogie gesetzt werden könne, weil ich mit einem linsen- und nicht kugelförmigen Öltropfen gearbeitet habe, der doch allein der Wirklichkeit entsprechen würde. Ich verweise deshalb auf Plateau (1873). Er stellte vollkommen kugelige Öltropfen her, indem er sie der Wirkung der Schwere dadurch entzog, daß er sie in einer Alkohol-Wasser-Mischung von gleichem spezifischen Gewicht suspendierte. Zog er solche Tropfen mit Hilfe zweier Ringe in die Länge, so konnte er alle Veränderungen daran feststellen, die ich oben für den Olivenöltropfen schilderte, insbesondere die spontane Durchschnürung, wenn die Entfernung zwischen den beiden Ringen eine bestimmte Grenze überschritten hatte.

Auch hier wird die anfängliche Kugelgestalt in die Länge gezogen, sobald die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen größer wird als der Halbmesser der Kugel. Auch hier wird demnach die Konsistenz des Plasmas und die Oberflächenspannung überwunden. Ein Unterschied besteht lediglich darin, daß die Wirkung, die dort auf einem äußeren Eingriff beruht, hier aus dem Innern hervorgeht, und daß die Bewegung keine ziehende, sondern eine stemmende ist. Für den Effekt ist das sicher völlig belanglos.

Daß der Teilungsapparat stemmt und nicht zieht, lassen nicht nur meine Amöben erkennen (besonders *Amoeba tachypodia* und *A. platypodia*), sondern auch die übrigen genauer untersuchten Amöben. Ich verweise nur auf einige besonders klare Beispiele: *Amoeba crystalligera, A. vespertilio, A. limax, A. diplomitotica, A. diploidea, A. horticola* und *A. albida.*

Die Wirkungsweise des Teilungsapparates wird dadurch erhöht, daß er zur Zeit seiner stärksten Beanspruchung eine hohe Kohärenz annimmt, die eine größere Widerstandsfähigkeit gewährleistet. Wenn nämlich die Protoplasmakugel zum Ellipsoid gedehnt und die Einschnürung eingeleitet wird, dann verschmelzen die einzelnen Bestandteile der Spindel mehr oder weniger miteinander. Bei *Amoeba lamellipodia* und *A. vespertilio* ist diese Periode besonders scharf hervorgehoben, weil nur so lange die Chromosomen verkleben und die charakteristischen Ringe bilden. Die Spindel wird dadurch gleichsam durch Reifen zusammengehalten, so daß die einzelnen Fasern eine einheitliche Wirkung ausüben können. Der gleiche Effekt wird bei *Mastigella vitrea* dadurch erzielt, daß die Chromosomen die nierenförmigen Körper bilden. Bei *Amoeba platypodia, A. horticola* und *A. albida* kommt zur Verschmelzung der Chromosomen noch die der Spindelfasern zu einem stabförmigen Gebilde. Mit den Chromosomen vereinigen sich bei *Amoeba platypodia* auch die Polkörper. Das findet bei *Amoeba tachypodia, A. limax, A. diplomitotica* und *A. diploidea* nicht statt. Hier kommt es infolge Verklebung nur zur Bildung der „Zwischenkörper".

Für die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen gibt es genau so, wie wir es im Versuch mit dem Öltropfen für die beiden Nadeln sahen, einen Grenzwert, nach dessen Überschreitung die weitere Teilung spontan erfolgt. Der Beginn dieser Periode läßt sich in den Präparaten genau feststellen: es verschwinden die achromatischen Verbindungen, die bis dahin zwischen den Tochterkernen bestanden. Bei *Amoeba lamellipodia* wird die Spindel aufgelöst, bei *A. platypodia, A. horticola* und *A. albida* ist von dem stark färbbaren

Faden nichts mehr zu sehen und bei *A. verrucosa* hat sich schon die Kernmembran durchgeschnürt.

Damit soll nicht gesagt sein, daß nun jede Versteifung zwischen den beiden Tochterkernen geschwunden sei. Ich bin der Überzeugung, daß doch noch etwas Ähnliches vorhanden ist, freilich läßt es sich morphologisch nicht nachweisen, wohl aber kann man es erschließen. Ich habe oben die Amöbenteilung in zwei Perioden geschieden, die „Durchschnürung" und die „Trennung". Wenn die erste beendet ist, sind die beiden Tochtertiere noch durch eine schmale Brücke miteinander verbunden, am deutlichsten ist das bei *Amoeba lamellipodia*. Diese Brücke wird nicht durchgeschnürt, sondern zerdehnt, und zwar sind das eigentlich Aktive hierbei die Pseudopodien, die erst jetzt wieder auftreten (Fig. 12, Taf. 3). Die Breite der Brücke entspricht nun bei *A. lamellipodia* in auffälliger Weise dem Durchmesser eines Zylinders, dessen Grundflächen die beiden Tochterkerne sind. Die Entstehung der Brücke erkläre ich mir in folgender Weise: Das Plasma erhält an der Stelle, wo vorher die Spindel gewesen ist, wahrscheinlich durch ihren Einfluß, eine dichtere Beschaffenheit. Wenn dann die Durchschnürung erfolgt, bleibt jene Plasmaportion infolge des größeren Widerstandes, den sie darbietet, als Brücke zwischen den beiden Tochtertieren bestehen. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied zwischen der Teilung des Öltropfens und der der Amöbe. Er erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, daß der Öltropfen ein vollkommen homogenes Gebilde ist, was für die Amöbe nicht zutrifft.

Wie kommt es nun, daß die Spindel schon zu einer Zeit verschwindet, wo sie doch eigentlich ihre Rolle bei der Zellteilung noch nicht ausgespielt hat? Darüber gibt der Versuch mit dem Öltropfen Aufschluß. Die wirkenden und gegenwirkenden Kräfte haben in den einzelnen Phasen der Teilung eine verschiedene Gruppierung. Im Anfang wirkt allein der Zug der beiden Nadeln gegen die Konsistenz des Öles und die Oberflächenspannung, und zwar, bis der Grenzwert überschritten ist, in dem die spontane Durchschnürung beginnt. Von da ab wirkt neben dem Zug noch die Oberflächenspannung; beiden steht als Gegenkraft nur die Konsistenz des Öles gegenüber. Da diese ihre Größe nicht ändert, so muß die Arbeit, welche von jetzt ab der Zug zu leisten hat, geringer sein. Bei den Amöben macht sich der Eintritt in dieses Stadium der Teilung dadurch bemerkbar, daß dann die Einrichtungen verschwinden, die der Kern im Interesse der Plasmateilung bildet, und die oben näher bezeichnet wurden.

Die spontane Durchschnürung wird wahrscheinlich in der Hauptsache durch die Oberflächenspannung bewirkt; daß diese nicht allein ausreicht, sondern noch durch den Zug unterstützt werden muß, läßt sich leicht nachweisen. Zieht man nämlich die beiden Nadeln aus dem Öltropfen heraus, wenn die Durchschnürung schon im Gange ist, so zieht sich der Tropfen wieder zur Kugel zusammen.

Auf Grund der gewonnenen Kenntnisse über den Mechanismus der Amöbenteilung und im besonderen im Anschluß an die letzte Beobachtung können wir jetzt versuchen, die Entstehung der zweikernigen Amöben zu erklären, von denen oben schon die Rede war. Zwei Möglichkeiten bieten sich dar und beide dürften in Betracht kommen. Die erste deutete ich schon an: die Amöbe kugelt sich ab, die Kugel kann sich noch zum Rotationsellipsoid strecken, es kommt aber nicht zur Einschnürung. Das wird stattfinden, wenn die Kernteilungsfigur zu kurz ist und somit nicht die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen erreicht wird, die für den Eintritt der spontanen Durchschnürung erforderlich ist. Im zweiten Falle hat die Spindel die normale Länge erreicht, die spontane Durchschnürung wird eingeleitet, kann aber nicht zu Ende geführt werden, weil die Versteifung zwischen den beiden Tochterkernen zu zeitig schwindet und demnach ein Zustand eintritt, wie er gegeben ist, wenn man die beiden Nadeln aus dem schon hantelförmigen Öltropfen zieht. Die Amöbe wird wie dieser zur Kugelgestalt zurückkehren. In beiden Fällen liegt der Grund für das Mißlingen der Körperteilung in einer anormaler Beschaffenheit des Kerns. Daneben kommen wohl auch Störungen vor, die vom Plasma ausgehen. Es unterbleibt dann die Abkugelung. Einen solchen Fall dürfte Fig. 89 darstellen. Da ich aber nur dieses eine Mal auf einem späten Kernteilungsstadium die Abkugelung des Körpers vermißte, so möchte ich annehmen, daß nur ausnahmsweise die Schuld am Fehlschlagen der Körperteilung pathologischen Veränderungen des Plasmas zuzuschreiben ist.

Die Plasmateilung zweikerniger Formen von *A. lamellipodia* tritt, wie ich mehrfach beobachten konnte, dann ein, wenn die Tiere sich in der Weise dehnen, wie es Textfig. 4f wiedergibt. Ist dann in jedes der beiden verbreiterten Enden ein Kern geraten, so genügt offenbar ihr Einfluß, um ein Abfließen des Plasmas nach den beiden Enden hin zu veranlassen und damit das Zerreißen des mittleren Abschnittes zu bewirken. Ähnlich dürfte es bei den übrigen Amöben sein.

Nachdem wir so einen Einblick in den Teilungsvorgang eines einfachen Organismus erhalten haben, ist zu erhoffen, daß uns jetzt

auch die Wirkungsweise des komplizierten Mechanismus etwas verständlicher wird, den wir bei den höheren Tieren finden.

Ich beschränke mich hier auf die Frage, in welcher Weise die beiden Bestandteile der Metazoenspindel, die Zentralspindel und die Mantelfasern mit den Centrosomen zum Zustandekommen der Zellteilung beitragen. Boveri (1910a) meint, „daß der Vorgang der Zellteilung zu einem wesentlichen Teile darauf beruht, daß in einer bestimmten Phase des caryokinetischen Zyklus über die ganze Zellenoberfläche die gleiche Tendenz zu amöboider Beweglichkeit kommt, daß aber dieses Bestreben nur an jenen Stellen sich äußern kann, wo die Sphärenwirkung fehlt oder wo sie am schwächsten ist. Den Sphären käme nach dieser Auffassung eine regulierende Wirkung zu; sie würden in einem gewissen Umkreis die Zellenoberfläche versteifen". Amöboide Bewegungen während der Teilung sind besonders an dotterreichen Eiern beobachtet worden. Ob man aber daraus auf eine Mitwirkung bei der Zellteilung schließen kann, scheint mir zweifelhaft. Es ist jedenfalls auffällig, daß gerade die Amöbenteilung, genauer gesagt die Durchschnürung des Amöbenkörpers, ohne jede amöboide Bewegung erfolgt. Die Bewegungen, die sich an den besonderen „Teilungspseudopodien" der *Amoeba verrucosa* z. B. zeigen, dürften dadurch bedingt sein, daß die Oberfläche sich während der Teilung beständig verändert, indem sie sich zunächst vergrößert und dann wieder verkleinert.

Die Zellteilung der Metazoen wird wohl in vielen Fällen durch eine von der Zentralspindel ausgeübte stemmende Wirkung bewerkstelligt. Für eine derartige Funktion der Zentralspindel sprechen verschiedene Tatsachen. Ich brauche nur zu erinnern an den zuerst von Drüner (1895) festgestellten und später mehrfach bestätigten gewundenen Verlauf ihrer Fasern, und daran, daß häufig zwischen den geteilten Zellen die Zentralspindel als zylindrischer Stab, ähnlich der „Brücke" bei *Amoeba lamellipodia* bestehen bleibt.

Den Centrosomen möchte ich einen Einfluß auf die Plasmateilung absprechen. Sie führen eine Vervollkommnung der Kernteilung herbei, indem sie auf eine sehr gleichmäßige Verteilung des Chromatins hinwirken. Daher das Auftreten von Centrosomen bei *Actinosphaerium* während der Reifeteilungen (Hertwig 1898). Die Centrosomen ordnen die Chromosomen zur Äquatorialplatte an, vielleicht wirken sie auch noch mit bei ihrer Spaltung. Ihre Tätigkeit beschränkt sich somit auf die Pro- und Metaphasen. Das ist bei vielen Objekten deutlich festzustellen; die maximale Ausbildung der Strahlungen fällt in jene Periode. Wenn dann die Zellteilung ein-

setzt, sind die Strahlungen häufig schon in Rückbildung begriffen. Will man an einer Mitwirkung der Sphären bei der Zellteilung festhalten, so muß man mit Boveri (1910a) annehmen, daß ihr Einfluß „noch über die Existenz der strahligen Strukturen hinaus eine Zeitlang bestehen" bleibt. Das ist mir nicht wahrscheinlich.

Es zeigt sich, daß die zunächst rein morphologische Unterscheidung zwischen Zentralspindel und Mantelfasern auch einem physiologischen Unterschied entspricht. Die Zentralspindel stemmt und veranlaßt die Zellteilung. Sie wirkt nur in untergeordnetem Maße bei der Kernteilung mit, indem sie die schon getrennten Kernhälften (Tochterplatten) auseinanderführt. Die Sonderung des Chromatinbestandes in zwei gleiche Portionen erfolgt durch einen Zug, den die Centrosomen ausüben. Die Mantelfasern sind daher Zugfasern und stehen wie die Centrosomen nur zur Kernteilung in Beziehung. Daß die Centriolen und Centrosomen ganz allgemein die Fähigkeit besitzen, Chromatin an sich heranzuziehen, hat vor kurzem Buchner (1910) ausgeführt.[1])

Meine Anschauungen über die Wirkungsweise von Zentralspindel und Mantelfasern decken sich mit dem, was R. Hertwig (1898) darüber sagt. Dem Centrosom freilich räumt Hertwig und mit ihm Boveri eine andere Bedeutung ein als ich. Sie glauben, daß es Kern- und Zellteilung zugleich veranlaßt und beide dadurch in viel innigeren Zusammenhang bringt, als es vorher der Fall war. Nach meiner Meinung besteht die Vervollkommnung, die der Teilungsapparat durch das Auftreten der Centrosomen erfährt, lediglich darin, daß die schon vorher angestrebte, aber noch nicht erreichte Halbierung des Chromatinbestandes der Zelle jetzt gewährleistet wird. Ich erinnere nochmals an die Reihe *Amoeba crystalligera*, *A. tachypodia*, *A. platypodia*, *A. lamellipodia*, die das Hinarbeiten auf immer genauere Teilung des Chromatinbestandes deutlich erkennen läßt.

Nachtrag.

Der Druck vorstehender Abhandlung, die schon Ende Oktober 1910 abgeschlossen vorlag, ist aus verschiedenen Gründen stark verzögert worden. Inzwischen sind einige Arbeiten erschienen, die ich hier einer Besprechung unterziehen will.

[1]) Anmerkung bei der Drucklegung: Sehr schöne Bilder für eine Zugwirkung des Centrosoms gibt Mulsow bei seiner *Monocystis* (Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911).

Chatton [1]) beschreibt die Teilung einer neuen Amöbe, *A. mucicola*. Die Abbildungen, die er von dem Vorgange gibt, bedürfen der Ergänzung, besonders ist das Entstehen und Verhalten der Äquatorialplatte noch unklar. Es scheinen hier Ähnlichkeiten der Prophasen mit denen von *A. tachypodia* zu bestehen. Im ruhenden Binnenkörper findet Ch. kein Centriol, wohl aber ein oder mehrere stark färbbare Körper, die er nicht mit Centriolen homologisieren will (S. 255) und denen er eine aktive Anteilnahme bei der Teilung des Binnenkörpers abspricht (S. 257). Das „Centriol" und die „Centrodesmose" in Fig. 14 sind mir recht unwahrscheinlich. Er sagt (S. 258): „On ne voit pas ici comme chez la plupart des amibes limax .... une effilure persister entre les deux moitiés du caryosome ou corps polaires. Mais dans quelques amibes et à ce stade seulement [2]) ... j'ai pu distinguer un filament axial trés fin qui, chez les individus différenciés à point apparaît comme réunissant deux corpusculus sidérophiles situés chacun au centre de l'un des corps polaires". Wenn dem Centriol tatsächlich die Bedeutung zukommt, die ihm Ch. mit Hartmann zuschreibt, so ist nicht einzusehen, warum es erst dann sich darstellen läßt, wenn der Binnenkörper schon geteilt und die Rolle des Centriols damit ausgespielt ist. Auffällig ist ferner, daß der Teilungsapparat nur bei den in besonderer Weise differenzierten Amöben des Stadiums der Fig. 14 sichtbar wird, nicht aber bei den stark gefärbten. Und man sollte doch annehmen, daß gerade dann die „Centrodesmose" zwischen den beiden Binnenkörperhälften gut hervortreten müßte. Die Angabe, daß die Zellteilung nicht unmittelbar auf die Kernteilung folge, bedarf der Nachprüfung. *Amoeba mucicola* gehört nicht zu den *Limax*-Amöben im engeren Sinne (vgl. S. 42 f.). Dem Vorschlage Ch.'s, die von Vahlkampf genauer untersuchte *A. limax* als *A. vahlkampfi* zu bezeichnen, kann ich nicht beistimmen, ich verweise nur auf meine Ausführungen auf S. 43. Die Diagnose der *Limax*-Amöben auf S. 272 „à pseudopodes lobés, unilatéraux, peu nombreux" muß ich nach meinen Erfahrungen an *A. tachypodia* als nicht zutreffend bezeichnen (vgl. bes. Textfig. 3).

Die Frage, in welcher Weise die einzelnen Kernteilungsarten der Amöben miteinander verwandt sind [3]), hoffe ich durch meine

[1]) Chatton, E. (1910): Protozoaires parasites des branchies des Labres: Amoeba mucicola Chatton, Trichodina labrorum n. sp. Appendice: Parasite des Trichodines. Arch. Zool. exp. T. 5.

[2]) Von mir gesperrt.

[3]) Chatton, E. (1910): Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Faits et théories. Arch. Zool. exp. T. 5.

Darstellung ihrer Lösung näher gebracht zu haben, als es Chatton gelungen ist; ich kann mir daher eine Besprechung seiner Ausführungen darüber ersparen. Ebenso habe ich meinen Standpunkt zu den übrigen Fragen, die er in seinem „Essai" bespricht, in meinem allgemeinen Teile schon ausführlich genug dargestellt. Die Arbeit Ch.'s bringt nach meiner Meinung keinen neuen Beweis für das allgemeine Vorkommen der Centriolen.

Das gleiche gilt für die Darstellung, die Hartmann und Chagas [1]) von der Kernteilung der *A. hyalina* geben. Im Gegensatz zu Dangeard [2]), der dieser Form Centriolen ausdrücklich abspricht, stellen H. und Ch. fest, daß der Binnenkörper ein Cytozentrum enthält. Man vergleiche die Abbildungen, die sie von der Kern- und Körperteilung geben, mit meinen Bildern von *A. lamellipodia* und man wird finden, daß zwischen den beiden Tieren überraschende Ähnlichkeiten bestehen. Ich glaube daher, daß wir hier, ähnlich den echten *Limax*-Amöben, zwei verschiedene Varietäten der gleichen Art vor uns haben. Es wären dann *A. vespertilio* — über deren nahe Verwandtschaft mit *A. lamellipodia* ich schon gesprochen habe — *A. lamellipodia* und *A. hyalina* als eine Species *vespertilio* aufzufassen, ähnlich der Species *limax* (vgl. S. 43). Die Angabe der Verf. S. 160, daß bei „keiner anderen Amöbe" die Differenzierung in Ecto- und Entoplasma in gefärbten Präparaten so deutlich erhalten bleibe, wie bei ihrer Form, kann ich durch meine sämtlichen Abbildungen widerlegen. Ich kann H. und Ch. unmöglich in der Anerkennung aller ihrer „Centriolen" beistimmen. Auf alle Fälle scheiden nach meiner Meinung aus die „Centriolen" der Fig. 4a, 5a und b, 13, 15 u. 16. Fig. 4a stellt wahrscheinlich die beginnende Auflösung der Chromatinringe dar, ähnlich meiner Fig. 68, das „Centriol" links ist dann ein Chromatinbrocken. Für die Prophasen und ebenso für die Telophasen der Kernteilung habe ich bei *A. lamellipodia* genügend viel Abbildungen gegeben, so daß man mir daraus eine Kritik der Abbildungen von H. und Ch. wohl zugestehen kann. Die „Prophase" in Fig. 11 halte ich für eine Telophase ähnlich meiner Fig. 73. Daran ändert auch die Angabe nichts, daß die Amöbe „abnorm groß" gewesen sei. Das kann leicht dadurch bedingt sein, daß das Tier sich sehr flach ausgebreitet hatte. Für meine Annahme spricht

[1]) Hartmann und Chagas (1911): Über die Kernteilung von Amoeba hyalina Dang. Mem. Inst. Osw. Cruz, Rio de Janeiro, T. 2.

[2]) Dangeard, P. (1900): Etude de la Karyokinèse chez l'amoeba hyalina sp. nov. Le Botaniste 7e série.

ferner die Angabe der Verf., daß „die Kernmembran und die Kernsaftzone erhalten" geblieben sei. Die Membran verschwindet auch bei *A. lamellipodia* stets in der Prophase, tritt aber sehr deutlich in der Telophase wieder auf (vgl. meine Fig. 53—58 u. 71). Ich vermute, daß das „Centriol" und die „Centrodesmose" der Fig. 11 etwas stark gefärbte Wände und Schnittpunkte des Retikulums sind, das in der Telophase auch bei *A. lamellipodia* wieder hervortritt. Die Bilder der Verf. von der Telophase sind unzureichend. Die Spindel soll „eine äußerst feine Streifung" zeigen; es ist aber wohl möglich, daß sie einen ähnlichen Bau besitzt wie die von *A. lamellipodia* und sich wie diese nur schwer darstellen läßt. Der Kern der *A. hyalina* ist meiner Meinung nach durchaus kein „primitiver" Kern, sondern gehört dem höchsten Typus der Amöbenkerne an (vgl. S. 102 ff.). Meine Ansicht über das Vorkommen einer „abgekürzten Mitose" habe ich auf S. 51 geäußert. Wie willkürlich eine derartige Annahme ist, tritt besonders hier hervor, wo die Verf. die beiden Kerne in Fig. 17 durch eine abgekürzte Mitose zustande kommen lassen ohne jeden anderen Anhaltspunkt als die angebliche „Centrodesmose". Übrigens erklärt auch Chatton die auffallende Lagerung der Kerne in mehrkernigen Amöben wie ich: „Ce sont des noyaux amenés au contact par le jeu de courants cytoplasmiques" (S. 260). Einstweilen möchte ich trotz der Fig. 8—10 u. 12 Dangeard recht geben, der ein Cytozentrum bei *A. hyalina* strikte in Abrede stellt. Die Prophasen der nahe verwandten *A. lamellipodia* lassen jedenfalls erkennen, daß zunächst eine Bipolarität des Kernes, wie sie die geteilten Centriolen bedingen müßten, nicht vorhanden ist. Der positiven Angabe der Verf. über das Vorkommen von Centriolen stehen demnach jetzt zwei negative gegenüber, die eine beim gleichen, die andre bei einem sehr ähnlichen Objekt, das aber für die Entscheidung der Frage günstiger ist, weil es größer ist.

Nägler[1]) beschreibt die Kernteilung einer neuen Amöbe, *A. hartmanni*, und bespricht im Anschluß daran die Centriolfrage. Vergleicht man die Fig. 6 u. 7 mit meiner Fig. 80 a—f von *A. platypodia* und hält daneben noch Nägler's Fig. 26—29, so erscheinen die „Centriolen" in Fig. 6, 7 u. 26 etwas fragwürdig. Nach meiner Überzeugung handelt es sich in allen Fällen um ruhende Binnenkörper, deren Chromatin eine eigenartige Anordnung zeigt, Fig. 26 stellt zudem allem Anschein nach ein ganz junges Tier dar. Die

[1]) Nägler, K. (1911): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. Amoeba hartmanni n. sp. Anhang: Zur Centriolfrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Bemerkung zu Fig. 29 „Reduktionsvorgänge glaube ich hierbei ausschließen zu müssen“ (S. 41), hätte sich Nägler sparen können; es besteht wohl keine Gefahr, daß jemand auf solch abenteuerliche Gedanken kommt. In Fig. 10 finde ich drei „Centrodesmosen“, Nägler spricht nur von einer. Fig. 12 u. 13 lehren nichts anderes, als daß der Kern ein zähflüssiger Körper ist, dessen Teilstücke am Ende der Durchschnürung durch einen feinen Faden verbunden sind.

Die allgemeinen Betrachtungen, die Nägler an seine Beobachtungen anknüpft, bringen nichts Neues, außer daß er die Centriolen zu „Kernen der Lebenstätigkeit par excellence“ (!) stempelt. Nägler vermutet, daß die „Teilfähigkeit eines bestimmten Zentrums ... sich selbst im ruhenden Caryosom“ schon äußern könne. Er zitiert deshalb S. 66 ausführlich die Ansicht Prowazek's[1]) von der inhärenten Bipolarität des Caryosoms. Hierzu möchte ich bemerken, daß die Beobachtungen über Centriolen, die „fast immer geteilt sind“, an Gregarinen und Furchungszellen gemacht sind, mithin an Zellen, deren Kerne zu gewissen Zeiten ebenfalls immer in Teilung sind. Da nun die Centrosomenteilung stets schon beendet ist, wenn das Chromatin des Kerns seine Teilungsmanöver beginnt, so bleibt — wenn die Teilungen unmittelbar aufeinander folgen — dem Centrosom nichts anderes übrig, als seine Teilung schon in der Ana- und Telophase der vorhergehenden Teilung zu vollziehen. Hingegen ist bei allen anderen Zellen, also auch bei Amöben, der Ruhekern das Normale, der Kern befindet sich nur vorübergehend im Teilungszustand; zwischen zwei Teilungen vergehen Stunden oder Tage! Keinesfalls darf man, wie das Nägler tut, den Befunden, die Léger u. Duboscq[2]) an Gregarinen machten, die Angaben von Hartmann (1910) und Jollos[3]) an die Seite stellen. Was bei Gregarinen verständlich ist, bleibt bei Amöben und Trypanoplasmen unverständlich. Dazu kommt die strenge Gesetzmäßigkeit, mit der sich die Teilung des Centrosoms in einem bestimmten Stadium der Kernteilung vollzieht, und die Unregelmäßigkeit, die die als „Centriolen“ im Binnenkörper beschriebenen Gebilde zeigen. Neben Ruhekernen, Prophasen mit nur einem Centriol und anderen, die seine Teilung

[1]) Prowazek, S. v. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig und Berlin.

[2]) Léger, L. et Duboscq, O. (1909): Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

[3]) Jollos, V. (1910): Bau und Vermehrung von Trypanoplasma helicis. Arch. f. Protistenk. Bd. 21. Auch die Untersuchungen von Erdmann (1910) gehören hierher.

zeigen sollen, sehen wir Anaphasen und Telophasen, in denen der Kern schon zwei Centriolen aufweist. Es ist doch kaum anzunehmen, daß diese Tiere sich nach kürzerer Zeit wieder teilen sollen als die mit nur einem Centriol im ruhenden Kern oder in der frühen Prophase. Von Ciliaten wissen wir genau, daß unter gleichen Bedingungen die Tiere einer Kultur sich alle in annähernd gleicher Zeit teilen. Meine Beobachtungen an *Amoeba verrucosa* und an einer zweikernigen Amöbe machen mir dasselbe für Amöben wahrscheinlich. Sollte sich das durch genaue Untersuchungen bestätigen lassen, dann gibt es keinen Grund für die Willkür, mit der das eine Tier sein Centriol schon in der Telophase teilt, während ein anderes der gleichen Art oder Species und in der gleichen Kultur die Teilung erst in der Prophase vollzieht. — In einer Anmerkung zu S. 61 verwahrt sich Nägler dagegen, daß Chatton die *A. horticola* vom *Limax*-Typus ausschließt, dagegen *A. diploidea* und *A. albida* ihm einordnet. Nach meinen Ausführungen auf S. 79—81 dürfte, wenn man nach der Kernteilungsfigur ordnet, über die Zugehörigkeit der *A. diploidea* zum *Limax*-Typus kein Zweifel herrschen, ebenso darüber, daß Chatton recht hat, wenn er *A. horticola* davon ausnimmt. Wenn aber Chatton *A. albida* zu einer *Limax*-Amöbe stempeln will, so stützt er sich dabei — wie das auch seine Fig. 2, *n—s* deutlich zeigt — nur auf die angeblichen Anfangsstadien der Teilung, die ich sämtlich nicht für solche halte; dagegen läßt er vollkommen unberücksichtigt das nach meiner Meinung einzig richtige Teilungsstadium (Nägler, 1909, Fig. 81). Das ist insofern interessant, als es zeigt, daß auch Chatton keinen Zusammenhang finden konnte zwischen Nägler's Fig. 73—80 und Fig. 81; er hat, ebenso wie Nägler, die Ähnlichkeit zwischen Fig. 70 u. 81 vollkommen übersehen und kommt dadurch auf eine falsche Fährte. Ich hoffe durch meine Ausführungen auf S. 79 f. hier Klarheit geschaffen zu haben.

Die von Wasielewski und Hirschfeld[1]) beschriebene Strohamöbe I scheint einige Ähnlichkeit mit *A. diplomitotica* zu haben; darauf deuten neben den Größenangaben und den Anaphasen die Prophasen Taf. I, Fig. 11 und Taf. IV, Fig. 2 hin. Eine sichere Entscheidung ist unmöglich, weil die Abbildungen der Verf. viel zu lückenhaft sind. Das eine steht jedoch fest, daß die Strohamöbe I zu den echten *Limax*-Amöben gehört und zwar zu denjenigen mit dauerndem Außenchromatin. Gegen die Angabe der Verf., daß bei

[1]) Wasielewski, Th. v. und Hirschfeld, L. (1910): Untersuchungen über Kulturamöben. Abh. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Klasse.

Sublimatalkoholfixierung die Trennung von Ecto- und Entoplasma verloren gehe und daß kleinere Hohlräume im Zelleibe „entschieden seltener“ aufträten, stelle ich meine Fig. 28—47, die sämtlich nach Sublimatalkoholpräparaten gezeichnet sind. Die Mißerfolge der Verff. führe ich auf ihr „schonendes Fixieren“ zurück (Fixierung von Agarstückchen unterm Deckglas, die Amöben zwischen Agar und Deckglas). Die Flüssigkeit muß dabei zunächst den stark wasserhaltigen Agar durchdringen, ehe sie zu den Amöben gelangt. sie wirkt daher in beträchtlich verdünntem Zustande und die Tiere werden wahrscheinlich nicht augenblicklich abgetötet. Interessant ist, daß die Verf. bei Giemsa-Färbung während der Teilung Binnenkörper und Außenchromatin different färben konnten. Das macht es wahrscheinlich, daß auch bei *A. tachypodia* während der Anaphase beide Bestandteile der „Spindel“ getrennt bleiben und höchstens eine Plastinabgabe seitens des Binnenkörpers stattfindet. So schön die Mikrophotogramme sind, die der Arbeit beigefügt sind, so läßt sich doch nicht viel mit ihnen anfangen. Das haben wohl auch die Verf. empfunden und deshalb noch Schemata gegeben. Gute Zeichnungen hätten hier sicher bessere Dienste getan. Man kann sich so auch keine Vorstellung bilden über die „Centriolen“, von denen Wasielewski und Hirschfeld berichten. Das erste Anzeichen der Teilung soll das Sichtbarwerden eines stark färbbaren Körnchens im Binnenkörper sein, das aber nach Ansicht der Verff. nicht immer nachweisbar ist. „Es hat den Anschein“, als wenn das Centriol erst wächst und sich dann in zwei Körner teilt. Mit den Centriolen wandert je eine Hälfte des Binnenkörpers an einen Kernpol, „aber nur selten ist das Binnenkorn (= Centriol. Anm.) in dieser Polstellung deutlich“. Das ist sehr fragmentarisch. Flagellatenzustände, die Wasielewski und Hirschfeld als „Schwimmformen“ bei ihrer Amöbe beobachtet haben, konnte ich bei keiner der von mir untersuchten Amöben finden, trotzdem ich in Wasser gezüchtet habe. Überdies spielen die von mir beschriebenen „Schwebformen“ sicherlich eine wesentliche Rolle bei der Ausbreitung der einzelnen Arten und machen besondere flagellatenähnliche Schwimmformen unter Umständen ganz überflüssig.

Literaturverzeichnis.

Aragão, H. de B. (1909): Über eine neue Amöbenart, Amoeba diplomitotica. Beitrag zum Studium der Kernteilung bei den Amöben. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo 1.

— (1910): Untersuchungen über Polytomella agilis n. g. n. sp. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo 2.

Awerinzew, S. (1904): Über die Teilung bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Bd. 27.

— (1905): Die Süßwasser-Rhizopoden. (Russisch.) Travaux de la Soc. imp. des Naturalistes d. St. Pétersbourg T. 35.

— (1909a): Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.

— (1909b): Studien über parasitische Protozoen. III. Beobachtungen über die Vorgänge der Schizogonie bei Gregarinen aus dem Darme von Amphiporus sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 16.

Behla, R. (1898): Die Amöben, insbesondere vom parasitären und kulturellen Standpunkte. Berlin.

Berliner, E. (1909): Flagellaten-Studien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Blochmann, F. (1894): Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl. Bd. 14.

Borgert, A. (1910): Kern- und Zellteilung bei marinen Ceratium-Arten. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Boveri, Th. (1900): Zellenstudien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

— (1910a): Über die Teilung zentrifugierter Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30, Festband für Roux.

— (1910b): Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomenteilung. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwig's Bd. 3. Jena.

Buchner, P. (1910): Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Arch. f. Zellforschung Bd. 5.

Bütschli, O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Bd. 10.

— (1880—82): Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs Bd. 1.

— (1891): Über die sogenannten Zentralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 4.

Calkins, G. (1905): Evidences of a Sexual-cycle in the Life-history of Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

Carter, H. J. (1856): Fresh Water Infusoria of Bombay. The Annals and Magazine of nat. Hist. 2nd Series Vol. 20.

Cash and Hopkinson (1905): The british freshwater Rhizopoda and Heliozoa. London, Ray Society.

Caullery, M. (1906), Sur un Amoebien parasite des Embryons de Peltogaster curvatus. Compt. rend. de la Soc. de Biologie T. 61.

Dobell, Cl. (1908): The Structure and Life-History of Copromonas subtilis nov. gen. nov. spec.: a Contribution to our Knowledge of the Flagellata. The Quart. Journ. of micr. Science Vol. 52 new Series.

— (1909a): Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads. The Quart. Journ. of micr. Science Vol. 53 new Series.

Dobell, Cl. (1909b): Chromidia and the Binuclearity Hypotheses: A Review and a Criticism. The Quart. Journ. of micr. Science Vol. 53 new Series.

Doflein, F. (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

— (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde 2. Aufl. Jena.

Drüner, L. (1895): Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29.

Dujardin, F. (1841): Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires.

Ehrenberg, Chr. G. (1838): Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.

Elmassian, M. (1909): Sur une nouvelle espèce amibienne chez l'homme, Entamoeba minuta n. sp. Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenk. Bd. 52. Originale.

Erdmann, Rh. (1910): Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploidea. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwig's Bd. 1. Jena.

Fairchild, D. G. (1897): Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 30.

França, C. und Athias, M. (1907): Recherches sur les Trypanosomes des Amphibiens. II. Les Trypanosomes de Hyla arborea. Archivos do Real Instituto Bacteriologico Camara Pestana T. 1.

Giemsa, G. (1909): Über die Färbung von Feuchtpräparaten mit meiner Azur-Eosinmethode, Deutsche med. Wochenschr. S. 1751.

— (1910): Zur Färbung von Feuchtpräparaten und Schnitten mit der Azur-Eosinmethode. Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenk. Bd. 54 I. Abt. Originale.

Goldschmidt, R. (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Grassi, B. (1881): Intorno ad alcuni protisti endoparassitici. Atti della Società Italiana di Szienze naturali V. 24.

Greeff, R. (1891): Über die Erd-Amöben. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwiss. zu Marburg.

Grosse-Allermann, W. (1909): Studien über Amoeba terricola. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Gruber, A. (1884): Über Kern und Kernteilung bei den Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.

— (1894): Amöben-Studien. Ber. d. naturf. Gesellsch. z. Freiburg i. B. Bd. 8 Festband f. Weismann.

Gurwitsch, A. (1904): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Haase, G. (1910), Studien über Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Hartmann, M. (1908): Eine neue Dysenterieamöbe, Entamoeba tetragena (Viereck) syn. Entamoeba africana (Hartmann). Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene Bd. 12. Beihefte.

— (1909): Untersuchungen über parasitische Amöben. I. Entamoeba histolytica. Arch. f. Protistenk. Bd. 18.

— (1910): Über eine neue Darmamöbe, Entamoeba testudinis n. sp. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo II.

— und Chagas, C. (1910a): Flagellaten-Studien. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo II.

— — (1910b): Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen an Schlangenhämogregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Hartmann. M. und Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Hertwig, O. (1884): Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Jena.

Hertwig, R. (1892): Über Befruchtung und Konjugation. Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellsch.

— (1895): Über Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol in München Bd. 11.

— (1896): Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig.

— (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. d. königl. bayr. Akad. d. Wissensch. II. Cl. Bd. 19.

— (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

— und Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Suppl. 10.

Hofer, B. (1890): Experimentelle Studien über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24.

Janicki, C. v. (1909): Über Kern und Kernteilung bei Entamoeba blattae. Biol. Centralbl. Bd. 29.

Jennings, H. (1904): Contributions to the Study of the Behavior of lower Organisms. Washington, Carnegie Institution.

Jollos, V. (1909): Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

— (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.

Keuten, J. (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.

Keysselitz, G. (1908a): Studien über Protozoen. Aus dem Nachlaß von Fritz Schaudinn. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

— (1908b): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Khainsky, A. (1911): Untersuchungen über Arcellen. Arch. f. Protistenk. Bd. 21.

Lauterborn, R. (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.

Leidy, J. (1879): Fresh-water Rhizopods of North-America. Washington. (In Report of the United States Geological Survey of the Territories).

Leyden, E. v. und Loewenthal, W. (1905): Entamoeba buccalis Prowazek bei einem Fall von Carcinom des Mundbodens. Charité-Annalen. 29. Jahrg.

Loewenthal, W. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

Mereschkowsky, C. v. (1879): Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16.

Meyer, A. (1904): Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Botan. Zeitung 62. Jahrg.

Moroff, Th. (1907): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

— (1910): Fakultativ parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.

Penard, E. (1890): Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève T. 31.
— (1902): Faune rhizopodique du Bassin du Léman. Genève.
— (1905): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
Prowazek, S. v. (1903): Die Kernteilung des Entosiphon. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
— (1904a): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20.
— (1904b): Entamoeba buccalis n. sp. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Bd. 21.
— (1905): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 22.
Reichenow, E. (1909): Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 23.
— (1910): Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.
Reinke, F. (1900): Über den mitotischen Druck. Untersuchungen an den Zellen der Blutkapillaren der Salamanderlarve. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 9.
Rhumbler, L. (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 7.
— (1905): Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83, Festschrift für Ehlers.
Rosenbusch, F. (1909): Trypanosomen-Studien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
Schaudinn, F. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin II. Halbbd.
— (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin.
— (1896a): Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin I. Halbbd.
— (1896b): Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.
— (1899a): Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Anh. zu d. Abhandl. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch.
— (1899b): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 13.
— (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 18.
— (1903a): Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 19.
— (1903b): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 19.
— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20.
— (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.
Scheel, K. (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschrift zum 70. Geburtstag von K. v. Kupffer. Jena.
Schepotieff, A. (1910): Amöbenstudien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 29.

Schewiakoff, W. (1888): Über die karyokinetische Teilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13.

Schröder, O. (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Sphaeromyxa sabrazesi. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

Schubotz, K. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.

Schulze, F. E. (1875): Rhizopodenstudien V. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.

Siedlecki, M. (1905): Über die Bedeutung des Karyosoms. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. Math.-Naturw. Klasse.

— (1907): Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Caryotropha mesnilii. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. Math.-Naturw. Klasse.

Steuer, A. (1904): Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.

Swarczewsky, B. (1908): Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. 12.

Swellengrebel, N. H. (1910): Notiz über eine neue freilebende Amöbe, Amoeba Salteti n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.

Vahlkampf, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

Verworn, M. (1889): Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena.

Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Werner, H. (1908): Studien über pathogene Amöben. Arch. f. Schiffs- u. Tropen-Hygiene Bd. 12, Beihefte.

Zaubitzer, H. (1901): Studien über eine dem Strohinfus entnommene Amöbe. Inaug.-Dissert. Marburg.

Ziegler, H. E. (1894): Über Furchung unter Pressung. Verhandl. d. anatom. Gesellsch.

— (1895): Untersuchungen über die Zellteilung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch.

Zuelzer, M. (1909): Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Lebenslauf.

Ich, Bernhard Johannes, gen. Hans Gläser, bin geboren am 29. August 1884 zu Zwickau in Sachsen. Meine Eltern sind der Klempnermeister i. R. Richard Gläser und Frau Minna Gläser geb. Fischer. Ich besuchte die Bürgerschule und das Realgymnasium meiner Vaterstadt und genügte von 1905—1906 meiner Militärpflicht im 9. Königl. sächs. Infanterie-Regiment Nr. 133 zu Zwickau. Ostern 1906 bezog ich die Universität, um mich dem Studium der Naturwissenschaften, besonders der Zoologie, zu widmen. Ich studierte zunächst 2 Semester in Jena und dann in München. Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren v. Baeyer, Detmer, Doflein, Goebel, Goldschmidt, Haeckel, R. Hertwig, Knorr, Maas, Mollier, L. Schultze, Stahl, H. E. Ziegler und arbeitete vom W.-S. 1907/8 bis S.-S. 1910 im Institut des Herrn Geh. Hofrats Prof. Dr. Richard Hertwig. Im Jahre 1909 veröffentlichte ich im 92. Band der „Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie" eine Abhandlung, betitelt „Zur Entwicklungsgeschichte des *Cysticercus longicollis* Rud.".

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.